ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73
9
СЕНТЯБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 73 (1988) № 9

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. Х. Салтанаева* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 8.06.88. Подписано к печати 6.09.88. М-38334. Формат бумаги $70 \times 100^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.70. Усл. кр.-отт. 12.09. Уч.-изд. л. 13.59. Тираж 2164. Тип. зак. 492

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.19 : 582

В. Ф. Семихов

КОНЦЕПЦИЯ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА СЕМЯН ГИПОТЕТИЧЕСКОГО ПРЕДКА ЗЛАКОВ (*POACEAE*) И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИСТЕМАТИКИ ЭТОГО СЕМЕЙСТВА

V. F. SEMIKHOV. THE CONCEPTION OF AMINO-ACID COMPOSITION OF SEEDS IN THE HYPOTHETICAL ANCESTOR OF GRASSES (*POACEAE*) AND ITS APPLICATION FOR THE AIMS OF SYSTEMATICS OF THE FAMILY

Сформулирована концепция генерализованного аминокислотного состава семян гипотетического предка злаков, которая может быть использована для целей систематики этого семейства, в частности для уточнения объема подсемейств и обоснования объективности существования этой систематической категории, отражающей наиболее общие эволюционные изменения морфологических и биохимических признаков. На основании этой концепции, а также данных по аминокислотному составу и иммунохимическим свойствам белков семян оценено положение арундиноидных, хлоридоидных и паникоидных злаков в семействе. С рассматриваемых позиций арундиноидно-хлоридоидные злаки представляют собой четко выраженную эволюционную линию, близкую к паникоидной линии эволюции злаков.

Аминокислотный состав семян как таксономический признак успешно используется в систематике злаков при характеристике подсемейств, триб, родов (Taira, 1968; Самихов, Новожилова, 1982; Yeoh, 1986). В серии методических работ была оценена вариабельность аминокислотного состава в пределах вида и рода. Сделано заключение (Семихов и др., 1982) о небольшой вариабельности популяций из разных почвенно-географических зон и разных лет репродукции внутри вида ($V < 10$ %), что при достаточно высокой технике исследований дает возможность характеризовать аминокислотный состав вида по образцу, взятому из единственной точки ареала за один год репродукции. Аминокислотный состав видов внутри рода, если род понимается в узком смысле, практически одинаков. Например, род *Bromus*, понимаемый в широком смысле, гетерогенен по этому признаку, но при разделении его на роды *Anisantha*, *Bromus* и *Bromopsis* обнаруживается, что в пределах этих родов имеется лишь очень слабая внутриродовая вариабельность по этому показателю (Семихов, Новожилова, 1982). Это дает возможность характеризовать род по немногим видам или даже по одному виду и использовать аминокислотный состав как признак при обосновании выделения более гомогенных родов из гетерогенных, например род *Arctopoa* из рода *Poa* (Арефьева, 1984). Иногда близкие роды почти не различаются по аминокислотному составу семян, например *Brachypodium* и *Trachynia* (*Brachypodieae*) (Семихов и др., 1987), *Ceratochloa* и *Bromopsis* (*Bromeae*) (Семихов, Новожилова, 1982), *Setaria* и *Cenchrus* (*Paniceae*) (Семихов, 1984) и т. д. Вместе с тем аминокислотный состав как таксономический признак во многих случаях обнаруживает различия между родами, трибами и подсемействами злаков. Так, H. Yeoh (1986) на основе исследования аминокислотного состава семян и фермента листьев РуБФ-карбоксилазы-оксигеназы констатирует, что фестукоидные злаки существенно отличаются по этому признаку от паникоидных и что между двумя основными трибами паникоидных *Paniceae*

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1988 г.

и *Andropogoneae* существует тесная связь, что совпадает с нашими выводами (Семихов, 1984, 1986). Однако при накоплении данных по аминокислотному составу семян (в настоящее время имеются данные примерно по 200 родам злаков) мы наблюдаем удивительное сходство в аминокислотном составе некоторых родов, очень далеких в таксономическом отношении, например *Sasa* (бамбуки), *Oryza* (рисовые), *Stipa* (фестукоидные злаки) (Семихов, 1978). Но еще чаще отмечаем тот факт, что различия в аминокислотном составе родов трибы выражены более резко, чем при сравнении родов из разных триб.

С целью преодоления возникших трудностей при использовании аминокислотного состава как таксономического признака была сформулирована концепция аминокислотного состава гипотетического злака, близкого к истокам семейства, позволяющая объяснить возникшее затруднение и способствующая решению некоторых спорных вопросов систематики и эволюции злаков. При формировании концепции использованы представления об аминокислотном составе семян как таксономическом признаке (Семихов, Новожилова, 1982), гипотеза направления эволюции белковых фракций (Семихов, 1982), материалы исследований по иммунохимическим свойствам белков семян злаков (Конарев и др., 1984), идея, видимо, впервые сформулированная Н. П. Авдуловым (1931), о существовании в настоящее время таксонов, близких к истокам семейства, а также современные представления агростологов (Prat, 1960; Цвелев, 1976) о том, что нельзя выводить одно из другого не только современные подсемейства, но и большинство триб. В работе H. Prat (1960) эволюция семейства схематически представлена в виде перевернутого усеченного конуса. Из его представлений следует, что эволюция злаков носит дивергентный характер, т. е. признаки, в том числе биохимические, специализированных групп должны разойтись больше, чем признаки исходных групп. Логично предположить, что

ТАБЛИЦА 1

Аминокислотный состав семян представителей различных подсемейств злаков (г/100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	*Sasa kurilensis*	*Ehrharta longiflora*	*Poa pratensis*	*Phalaris paradoxa*	*Colpodium versicolor*	*Tetrapogon villosum*	*Oplismenus undulatifolius*	*Themeda argens*
Лизин	4.9	4.1	2.9	2.2	4.2	1.3	1.0	1.2
Гистидин	2.4	2.5	2.1	2.2	2.3	2.1	1.9	2.0
Аргинин	8.6	9.2	5.4	6.5	11.5	2.0	2.0	2.3
Аспарагиновая кислота	9.5	10.5	5.2	5.9	9.4	4.5	5.7	6.6
Треонин	3.9	3.5	3.2	2.3	3.5	3.1	3.2	2.3
Серин	4.6	4.8	4.1	3.7	5.3	3.0	5.3	3.8
Глутаминовая кислота	18.6	17.6	28.9	31.8	22.9	37.7	20.8	18.0
Пролин	5.8	5.0	7.3	6.9	4.4	4.6	6.6	11.6
Глицин	5.4	4.8	4.0	3.2	4.9	2.1	2.5	2.4
Аланин	5.9	5.6	3.9	4.5	4.3	4.9	9.6	10.6
Цистин	1.1	2.8	2.3	2.3	1.0	1.7	1.6	1.6
Валин	6.0	5.4	4.7	4.8	4.7	5.6	4.6	3.6
Метионин	1.7	1.2	1.8	1.4	1.2	1.8	3.1	2.3
Изолейцин	4.2	4.1	3.8	4.2	3.6	4.1	4.3	3.6
Лейцин	7.1	7.6	7.2	7.5	6.6	9.8	14.7	19.4
Тирозин	3.5	4.1	3.1	2.9	3.3	3.0	5.1	2.6
Фенилаланин	5.3	5.7	8.2	5.6	4.4	5.6	6.0	4.5
Аммиак	1.9	1.1	2.5	2.4	2.5	2.2	2.0	1.6

и по такому признаку, как аминокислотный состав семян, у исходных злаков (или близких к истокам семейства) различий было меньше, чем у специализированных, достаточно быстро эволюционировавших таксонов.

Анализ данных по аминокислотному составу семян почти в 200 родах (из них 150 — по результатам наших исследований, начатых в 1971 г.; методы исследования изложены в работе Семихова и др., 1982) показал, что исследованные таксоны характеризуются исключительным разнообразием аминокислотного профиля семян. Так, содержание аргинина (табл. 1) колеблется от 2 (*Oplismenus undulatifolius*) до 11.5 % (*Colpodium versicolor*), глутаминовой кислоты от 17.6 (*Ehrharta longiflora*) до 37.7 % (*Tetrapogon villosum*) и т. д. Вместе с этим в разных подсемействах встречаются таксоны с довольно близким аминокислотным профилем. Среди этой достаточно многочисленной группы, включающей около 30 родов, оказались роды *Brachypodium*, *Centhoteca*, *Oryza*, *Phragmites*, *Stipa*, рассматриваемые Авдуловым в качестве древних, близких к истокам семейства. Отбор таксонов на роль близких к истокам семейства по аминокислотному составу семян не должен противоречить следствию, вытекающему из гипотезы о направлении эволюции белков семян, о закономерном и коррелятивном изменении в процессе эволюции аминокислотного состава белковых фракций. На примере *Secale cereale*, *Bromopsis inermis* (Новожилова, Семихов, 1985), *Brachypodium sylvaticum* и *Festuca pratensis* (Семихов и др., 1987) показано, что по направлению от белка неэкстрагируемого остатка (фракции, самой древней в филогенетическом смысле) к проламинам (филогенетически молодым белкам) снижается содержание лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты, увеличивается содержание глутаминовой кислоты и пролина.

Ранее нами (Семихов, 1974) было показано, что наиболее примечательной чертой эволюции белкового комплекса злаков является накопление проламинов

ТАБЛИЦА 2

Аминокислотный состав семян злаков разных подсемейств и гипотетического злака, близкого к истокам семейства (г/100 г обнаруженных аминокислот), и оценка эволюционной подвинутости видов по Ae

Аминокислота	*Sasa senanensis*, Ae 0.12	*Zizania latifolia*, Ae 0.12	*Glyceria leptolepis*, Ae 0.05	*Olyra latifolia*, Ae 0.04	*Neomolinia mandshurica*, Ae 0.04	*Stipa pennata*, Ae 0.10	*Achnatherum splendens*, Ae 0.09	Гипотетический злак
Лизин	4.8	4.6	3.9	3.7	2.9	3.2	3.9	3.9
Гистидин	2.4	2.3	2.5	2.8	2.5	1.8	2.0	2.3
Аргинин	9.3	9.2	9.3	9.8	9.2	10.0	9.4	9.6
Аспарагиновая кислота	9.3	9.5	9.4	8.3	8.2	9.6	9.0	9.1
Треонин	3.7	3.7	3.8	3.4	3.5	3.7	3.6	3.6
Серин	4.2	5.2	4.6	4.2	4.2	4.2	4.4	4.4
Глутаминовая кислота	19.6	20.5	20.5	19.0	21.8	19.4	20.8	20.3
Пролин	5.2	4.3	4.8	5.5	4.9	4.7	5.6	5.0
Глицин	5.1	5.0	4.8	4.7	4.6	4.2	4.7	4.7
Аланин	5.7	5.6	5.3	5.5	5.0	5.4	5.3	5.4
Цистин	1.3	1.3	1.9	2.5	3.3	1.8	1.0	1.9
Валин	5.9	5.7	5.5	5.5	4.6	5.5	5.7	5.5
Метионин	2.0	1.8	1.5	1.6	2.5	2.4	1.9	2.0
Изолейцин	4.0	3.8	4.0	3.7	3.7	3.5	3.9	3.8
Лейцин	7.1	7.1	7.4	7.9	7.1	8.3	7.0	7.4
Тирозин	3.7	4.1	4.7	4.8	4.5	4.2	4.4	4.3
Фенилаланин	5.4	4.7	4.9	5.8	6.1	4.4	5.2	5.2
Аммиак	1.5	1.5	1.3	1.5	1.4	2.0	2.0	1.5

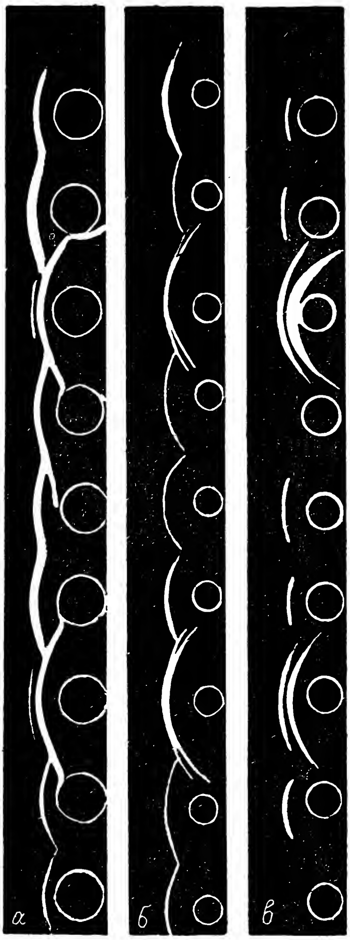


Рис. 1. Иммунохимический анализ белков альбумино-глобулиновой фракции (АГФ) семян злаков (сыворотка на АГФ белков семян *Schismus arabicus*).

а (сверху вниз) — Eleusine coracana, Aristida latifolia, Schismus arabicus, Chloris gayana, Eragrostis curvula, Cortaderia richardii, Schismus arabicus, Molinia caerulea, Cynodon dactylon; б (сверху вниз) — Spodiopogon sibiricus, Zea mays, Schismus arabicus, Panicum miliaceum, Brachyaria decumbens, Oplismenus undulatifolius, Schismus arabicus, Digitaria sunguinalis, Cenchrus setigerus; в (сверху вниз) — Brachypodium sylvaticum, Brachypodium pinnatum, Schismus arabicus, Trachinia distachya, Phleum pratense, Beckmannia syzygachne, Schismus arabicus, Agrostis vinealis, Uniola latifolia.

нов, характеризующихся чрезвычайно низким содержанием лизина, а также аргинина и аспарагиновой кислоты, высоким — глутаминовой кислоты и пролина. Чем больше накапливается проламинов, чем дальше таксон уклоняется от исходного состояния, тем ниже в семенах содержание первой и выше содержание второй группы аминокислот. Поэтому высокое содержание лизина, аргинина и аспарагиновой кислоты, низкое — глутаминовой кислоты и пролина следует рассматривать как близкое к тому состоянию, которым характеризовался аминокислотный профиль семян исходных злаков. Из таксонов с относительно близким аминокислотным составом семян отбирали роды с самым высоким содержанием лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты и самым низким — глутаминовой кислоты и пролина, именно групп этих аминокислот, а не какой-либо одной аминокислоты. Наконец, из отобранных таким образом родов на роль близких к истокам семейства были взяты только роды с очень низкими значениями коэффициента эволюционной подвинутости Ае, что является дополнительным критерием древности, непроизводности таксона по другому независимому показателю. Коэффициент Ае выражает отношение содержания легкорастворимых белков семян — альбуминов, глобулинов и проламинов (для злаков) к труднорастворимым белкам — глютелинам и белкам неэкстрагируемого остатка (Благовещенский, 1972) и довольно тесно коррелирует с оценками подвинутости таксонов, даваемыми на основе традиционных подходов (Семихов, 1978).

Аминокислотный состав семян таксонов, отобранных по изложенным выше принципам и принимаемых нами в качестве близких к исходным (табл. 2), по-видимому, также эволюционировал в разных направлениях, хотя и чрезвычайно медленно. Для нивелировки этих уклонений мы усреднили данные и назвали их генерализованным аминокислотным составом гипотетического предка. Используя таким образом полученный генерализированный аминокислотный состав и рассчитанный на этой основе индекс удаленности, мы можем для таксонов, представляющих разные эволюционные линии семейства, рассчитать в одном масштабе удаленность от состояния, близкого к исходному. Индекс удаленности (ИУ) представляет собой сумму (без знака) всех отклонений в аминокислотном составе семян исследуемого таксона от генерализованного аминокислотного состава гипотетического предка. Рассмотрим возможность использования ИУ в оценке положения арундиноидных, хлоридоидных и паникоидных злаков, которое в системах разных авторов существенно различается.

В системе R. Pilger (1954) арундиноидные и хлоридоидные злаки объединены в рамках одного подсем. *Eragrostoideae*, а паникоидные представлены двумя подсемействами — *Andropogoneae* и *Panicoideae*. В системах Prat (1960) арундиноидные и хлоридоидные имеют ранг подсемейств, а паникоидные представлены одним подсем. *Panicoideae*. В системе Н. Н. Цвелева (1976) все эти злаки входят в подсемейство настоящих злаков, поскольку, по мнению автора, различия между фестукоидными, арундиноидными, хлоридоидными и паникоидными злаками не представляются уж очень значительными, а составляющие их трибы образуют как бы постепенный переход от полного набора фестукоидных признаков к полному набору паникоидных.

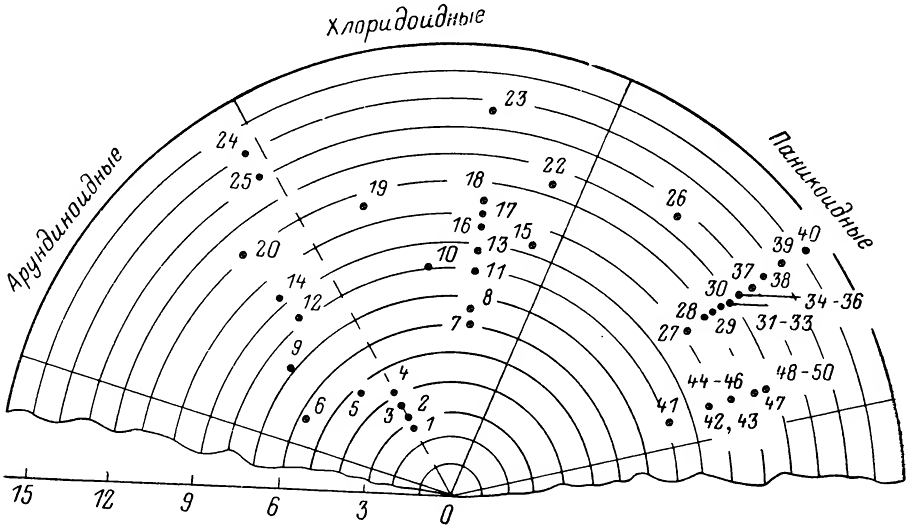


Рис. 2. Схема отношений между родами злаков, построенная по данным аминокислотного состава семян.

Положение рода в трибе на схеме оценивается на основе использования индекса удаленности (ИУ). Масштаб: в 1 см 3 единицы ИУ. Положение триб относительно друг друга приводится по «Схеме эволюционных взаимоотношений между трибами злаков» (Цвелев, 1976 : 55).

1 — *Diarrhena*, 2 — *Neomolinia* (*Diarrheneae*), 3 — *Phragmites*, 4 — *Arundo* (*Arundideae*), 6 — *Molinia* (*Molinieae*), 9 — *Cortaderia* (*Cortaderieae*), 5 — *Chionochloa*, 12 — *Schismus*, 14 — *Danthonia*, 20 — *Zieglingia* (*Danthonieae*), 24 — *Stipagrostis*, 25 — *Aristida* (*Aristideae*), 19 — *Aeluropus* (*Aeluropodeae*), 10 — *Enneapogon* (*Pappophoreae*), 7 — *Leptochloa*, 8 — *Sporobolus*, 11 — *Eleusine*, 13 — *Chloris*, 16 — *Cynodon*, 17 — *Muhlenbergia*, 18 — *Eragrostis*, 23 — *Tetrapogon* (*Cynodonteae*), 15 — *Zoysia*, 16 — *Tragus* (*Zoysieae*), 26 — *Arundinella* (*Arundineleae*), 27 — *Sorghastrum*, 28 — *Saccharum*, 29 — *Microstegium*, 30 — *Iseilema*, 31 — *Erianthus*, 32 — *Spodiopogon*, 33 — *Botriochloa*, 34 — *Andropogon*, 35 — *Cymbopogon*, 36 — *Arthraxon*, 37 — *Miscanthus*, 38 — *Dimeria*, 39 — *Imperata*, 40 — *Chrisopogon* (*Andropogoneae*), 41 — *Pennisetum*, 42 — *Brachiaria*, 43 — *Echinochloa*, 44 — *Urochloa*, 45 — *Cenchrus*, 46 — *Panicum*, 47 — *Eriochloa*, 48 — *Setaria*, 49 — *Lasiacis*, 50 — *Oplismenus* (*Paniceae*).

Аминокислотный состав семян был исследован у представителей 25 родов, относящихся к арундиноидно-хлоридоидным злакам (по системе Цвелева, 1976). В табл. 3 роды размещены в порядке увеличения ИУ. Анализ показывает, что между арундиноидными и хлоридоидными злаками нет хиатусов. Таксоны, расположенные в порядке возрастания ИУ, представляют собой очень тесную группу с сопряженным и направленным изменением аминокислотного состава семян. По-видимому, в процессе эволюции на уровне аминокислотных изменений происходило снижение лизина, аргинина и аспарагиновой кислоты почти при стабильном содержании пролина и резком увеличении содержания глутаминовой кислоты.

Для оценки взаимоотношений этих двух групп злаков исследовали также иммунохимические свойства белков семян методом двойной иммунодиффузии в геле агарозы (Конарев и др., 1984) на сыворотку, полученную на альбуминоглобулиновую фракцию (АГФ) белков *Schismus arabicus* (рис. 1, *а*). Во всех случаях отмечается реакция частичной идентичности с гомологичной. Используемый нами метод не обнаруживает четко выраженных различий между арундиноидными злаками (представители родов *Aristida*, *Danthonia*, *Cortaderia*, *Molinia*) и хлоридоидными злаками (представители родов *Eleusine*, *Chloris*, *Eragrostis*, *Cynodon*) по этому признаку (рис. 1, *а*). С изложенных позиций нет оснований выделять арундиноидные и хлоридоидные злаки в отдельные подсемейства. Это одна эволюционная линия, тем более что, например, Prat (1960) рассматривает арундиноидные злаки как сборную группу с таксонами, «не вписывающимися» в другие подсемейства.

Нами предпринята попытка синтезировать представления Цвелева (1976) и наши об эволюции исследованных таксонов (рис. 2). С этой целью исследованные роды расположены в соответствии с ИУ (табл. 3), причем трибы сохранили такое же положение относительно друг друга, как в схеме Цвелева (1976 : 55). Арундиноидно-хлоридоидные злаки рассматриваются нами как оригинальная линия эволюции с предками, близкими по аминокислотному составу к ныне существующим злакам, в частности из триб *Diarrheneae* и *Arundineae*. В схеме Цвелева диарреновые злаки расположены на границе между фестукоидными и арундиноидными. Некоторыми исследователями (Kallogg, 1986) они рассматриваются как близкие к истокам семейства, характеризуются исключительно низкими значениями Ae (0.04, табл. 2) и по характеру аминокислотного состава семян (*Diarrhena*, *Neomolinia*, табл. 2) очень подходят на роль таксонов, близких к исходным для арундиноидно-хлоридоидных злаков (табл. 3). В отношении паникоидных злаков можно отметить, что проведенные исследования аминокислотного состава приблизительно у 40 родов, а также иммунохими-

ТАБЛИЦА 3

Аминокислотный состав семян (г/100 г обнаруженных аминокислот) и индекс удаленности представителей арундиноидно-хлоридоидных злаков от гипотетического предка, близкого к истокам семейства

Аминокислота и индекс удаленности от гипотетического предка	*Diarrhena americana*	*Neomolinia mandschurica*	*Phragmites australis*	*Arundo donax*	*Chionochloa flavescens*	*Molinia*, среднее по 2 видам	*Leptochloa neesii*	*Sporobolus fertilis*	*Cortaderia*, среднее по 2 видам	*Enneapogon persicum*	*Eleusinae*, среднее по 2 видам	*Schismus arabicus*	*Chloris*, среднее по 2 видам
Лизин	3.0	2.9	3.1	3.5	2.6	2.3	3.0	2.3	2.4	2.6	2.2	2.2	2.6
Гистидин	2.4	2.5	2.4	2.6	2.7	2.2	2.0	2.0	2.3	2.3	2.4	2.3	2.1
Аргинин	9.9	9.2	7.4	7.5	6.3	5.8	5.4	4.6	4.6	3.8	3.7	4.0	4.0
Аспарагиновая кислота	9.3	8.2	8.3	7.1	7.2	6.8	6.0	7.8	6.1	6.9	5.4	6.1	6.1
Треонин	3.2	3.5	3.7	3.3	4.1	3.6	3.4	3.8	3.7	3.7	3.9	3.6	3.4
Серин	4.1	4.2	4.9	4.4	4.3	4.5	4.2	4.7	4.4	3.9	4.6	4.8	3.9
Глутаминовая кислота	21.2	21.8	23.4	23.8	23.6	23.4	25.1	24.7	27.7	29.3	26.0	27.6	30.9
Пролин	4.7	4.9	5.1	4.9	5.3	5.6	4.9	5.4	5.1	5.8	6.3	6.4	5.5
Глицин	4.3	4.6	4.0	4.1	4.2	3.3	3.5	3.2	3.5	3.1	3.1	3.1	3.1
Аланин	4.9	5.0	6.4	4.6	6.1	7.4	5.9	6.1	5.9	5.8	6.0	6.5	5.6
Цистин	3.4	3.3	2.1	4.6	3.3	3.0	2.1	1.5	2.4	2.4	1.7	2.0	1.5
Валин	4.9	4.6	5.1	5.0	5.1	5.4	6.3	5.7	5.3	4.9	6.1	4.9	5.3
Метионин	1.5	2.5	1.4	1.8	1.2	2.0	3.8	2.5	1.4	3.1	3.2	2.2	3.4
Изолейцин	3.9	3.7	4.0	4.6	4.1	4.2	4.2	4.3	4.2	4.2	4.0	4.2	4.0
Лейцин	7.2	7.1	8.1	7.5	8.4	8.8	8.3	8.8	9.2	7.8	9.4	9.2	7.8
Тирозин	5.1	4.5	4.5	4.0	5.0	4.7	4.7	3.3	4.5	3.1	3.7	4.1	2.9
Фенилаланин	5.8	6.1	4.8	5.3	5.0	5.5	4.9	6.9	5.3	5.0	5.4	5.1	5.3
Аммиак	1.0	1.5	1.3	1.4	1.5	1.5	2.3	2.4	2.0	2.0	2.8	1.7	2.6
Индекс удаленности	8.6	9.2	10.7	11.5	14.3	17.4	18.1	20.1	21.3	24.3	24.1	25.0	26.0

ТАБЛИЦА 3 (*продол жение*)

Аминокислота и индекс удаленности от гипотетического предка	*Danthonia riabuschinskii*	*Zoisia japonica*	*Cynodon dactylon*	*Muhlenbergia mexicana*	*Eragrostis*, среднее по 3 видам	*Aeluropus litoralis*	*Zieglengia decumbens*	*Plectrachne schinzii*	*Tragus australensis*	*Tetrapogon villosum*	*Stipagrostis karelinii*	*Aristida adscensions*
Лизин	1.8	1.4	2.6	2.2	1.9	2.3	1.1	1.6	1.4	1.3	1.6	1.4
Гистидин	2.3	2.0	2.1	2.1	2.1	2.1	1.8	2.2	2.4	2.1	2.0	2.3
Аргинин	3.3	2.9	3.6	4.0	3.4	3.9	2.6	3.0	2.8	2.9	3.2	3.5
Аспарагиновая кислота	5.0	6.6	5.6	5.8	5.1	5.4	4.5	5.0	4.9	4.5	4.4	4.5
Треонин	3.8	3.6	3.7	3.1	3.2	3.4	3.7	3.1	3.8	3.1	2.6	2.8
Серин	4.8	4.4	3.8	3.5	3.7	3.0	4.6	3.8	3.3	3.0	3.4	3.7
Глутаминовая кислота	26.9	26.1	31.0	32.6	33.1	34.2	31.9	34.3	36.9	37.7	34.6	28.1
Пролин	6.1	6.7	5.7	4.8	5.1	5.0	5.2	4.7	5.0	4.6	6.0	12.0
Глицин	3.5	2.2	3.5	2.5	2.9	3.9	3.1	2.0	2.4	2.1	2.7	2.7
Аланин	7.0	8.4	5.8	5.2	5.2	4.3	6.6	6.2	5.7	4.9	5.4	5.0
Цистин	2.3	3.1	1.1	1.4	1.4	1.3	1.4	2.1	2.5	1.7	1.0	3.0
Валин	5.4	5.8	5.4	5.6	5.6	5.9	5.4	5.1	5.2	5.6	4.9	4.1
Метионин	2.1	1.9	2.2	2.3	2.9	2.0	2.4	2.6	1.0	1.8	1.6	2.8
Изолейцин	4.2	3.9	4.3	4.2	4.0	4.4	4.2	4.1	3.7	4.1	4.0	3.5
Лейцин	10.1	8.8	9.3	8.2	8.8	8.8	10.6	9.5	8.1	9.8	13.1	10.7
Тирозин	4.6	4.3	3.2	3.2	3.6	3.8	3.2	4.1	4.0	3.2	3.0	3.1
Финилаланин	5.3	5.8	4.8	6.2	5.3	4.4	4.9	5.1	5.2	5.6	4.3	5.5
Аммиак	1.4	2.1	2.2	2.7	2.4	2.5	2.0	1.6	2.5	2.2	2.1	1.3
Индекс удаленности	27.3	27.8	28.9	29.5	30.9	32.4	33.6	35.1	35.8	41.4	41.7	38.6

ческих свойств белков семян этой группы злаков (Семихов, 1984, 1986) подтверждают мнение агростологов о тесной связи между основными паникоидными трибами *Andropogoneae* и *Paniceae*. Вместе с тем между трибами имеются определенные различия как в содержании отдельных аминокислот (серина, фенилаланина, пролина и лейцина), так и в темпах изменения этого показателя. Проанализированные роды трибы *Paniceae* нерезко различаются по аминокислотному составу, и эволюционные тенденции в трибе выражены слабо. Они состоят в снижении содержания лизина и аргинина и в увеличении содержания лейцина. Представители трибы *Andropogoneae* (без *Maydeae*) демонстрируют тенденцию к снижению лизина и повышению содержания лейцина (с 11.6 до 19.4 %) по мере возрастания значений ИУ.

В настоящей работе не приводятся данные по аминокислотному составу, поскольку они в основном опубликованы (Семихов, 1984, 1986). На рис. 2 исследованные роды паникоидных злаков, так же как арундиноидно-хлоридоидных, размещены в соответствии с рассчитанными высокими для всех (от 25.0 и более) значениями ИУ. На основании имеющихся данных не представляется возможным судить о происхождении паникоидных злаков. Вместе с тем физиолого-биохимические данные позволяют рассматривать арундиноидно-хлоридоидные и паникоидные злаки как очень близкие эволюционные линии, существенно отличающиеся от других эволюционных линий злаков. Они имеют много общего в аминокислотном профиле и в направленности изменения содержания аминокислот (табл. 4). Из сравнения таксонов из разных подсемейств, но с близкими значениями ИУ видно, как резко отличаются арундиноидно-хлоридоидные и паникоидные злаки от фестукоидных по содержанию скоррелированной группы аминокислот (лизина, аргинина, глицина, аланина и лейцина), что отражает разные эволюционные тенденции подсемейств. Между собой арундиноидно-хлоридоидные и паникоидные злаки различаются тем, что первые

ТАБЛИЦА 4

Аминокислотный состав семян таксонов (г/100 г обнаруженных аминокислот), относящихся к разным подсемействам злаков

Аминокислота и индекс удаленности от гипотетического предка	Арундиноидно-хлоридоидные		*Uniola*	Паникоидные		Фестукоидные		*Nardus*
	Eleusine	*Schismus*		*Pennisetum*	*Zea*	*Festuca* subgen. *Schedonorus*	*Bromopsis*	
Лизин	2.2	2.2	1.4	2.2	2.8	4.1	3.9	3.1
Гистидин	2.4	2.3	2.1	2.0	3.0	2.4	2.5	3.0
Аргинин	3.7	4.0	3.8	4.0	4.5	5.8	5.2	7.6
Аспарагиновая кислота	5.4	6.1	7.6	7.7	6.9	5.9	5.6	5.9
Треонин	3.9	3.6	3.4	3.6	3.7	3.3	3.2	2.9
Серин	4.6	4.8	3.2	4.4	4.8	4.0	4.0	4.0
Глутаминовая кислота	26.0	27.6	23.5	23.0	19.8	25.0	26.3	25.8
Пролин	6.3	6.4	7.6	7.0	9.4	9.5	10.4	6.7
Глицин	3.1	3.1	2.9	2.8	3.6	5.5	4.6	5.5
Аланин	6.0	6.5	9.1	9.3	7.2	4.3	4.2	4.8
Цистин	1.7	2.0	2.5	1.1	1.3	1.8	2.5	1.7
Валин	6.1	4.9	5.2	5.5	5.2	4.5	5.0	4.6
Метионин	3.2	2.2	1.2	2.2	2.0	1.4	1.7	2.4
Изолейцин	4.0	4.2	3.9	4.4	3.6	3.7	3.8	3.4
Лейцин	9.4	9.2	9.8	11.1	12.4	6.7	6.2	6.7
Тирозин	3.7	4.1	4.9	3.3	4.2	3.2	3.5	4.8
Фенилаланин	5.4	5.1	6.3	5.0	5.0	6.8	4.6	4.5
Аммиак	2.8	1.7	1.5	2.4	0.6	2.1	2.8	2.6
Индекс удаленности	24.1	25.0	23.6	25.0	23.8	23.1	24.6	20.2

имеют более высокое содержание глутаминовой кислоты, резко возрастающее (до 37 %) с увеличением ИУ. У вторых содержание глутаминовой кислоты с увеличением ИУ меняется мало.

Паникоидные имеют больше лейцина. При этом если у арундиноидно-хлоридоидных злаков содержание лейцина меняется мало (табл. 3), то у паникоидных это самая выразительная тенденция в изменении содержания аминокислот. Количество лейцина в семенах трибы *Andropogoneae* достигает 19 %. К этим двум подсемействам примыкает род *Uniola*, характеризуемый в систематике как находящийся «в позиции изоляции» (Prat, 1960). Вероятно, *Uniola* представляет собой остаток еще одной группы злаков, очень близкой к арундиноидно-хлоридоидным и паникоидным по характеру аминокислотного профиля (табл. 4), но имеющей хорошо выраженные отличия от двух других подсемейств (по содержанию лизина, серина, фенилаланина). На более тесные связи арундиноидно-хлоридоидных злаков с паникоидными по сравнению с другими подсемействами указывают и иммунохимические данные (методика исследований изложена в работе Конарева и др., 1984). На сыворотку, полученную на АГФ белков *Schismus arabicus*, белки семян представителей трибы *Andropogoneae* и *Paniceae* (рис. 1, *б*) дают реакцию частичной идентичности с гомологичной, близкую к той, которую демонстрируют представители триб арундиноидно-хлоридоидных злаков. Фестукоидные злаки дают такую реакцию по другому компоненту или она имеет диффузный характер (рис. 1, *в*). Сходные реакции обнаружены и на сыворотку, полученную на АГФ белков *Zea mays* (паникоидные злаки). Наибольшее сходство с *Zea mays* демонстрируют представители паникоидных злаков; арундиноидные и хлоридоидные злаки имеют меньшую степень идентичности. Представители фестукоидных злаков в большинстве случаев обнаруживают слабые диффузные компоненты в гетерологических реакциях (Семихов, 1986). Наличие C_4-пути фотосинтеза у паникоидных, хлоридоидных и некоторых арундиноидных в противоположность C_3-пути фотосинтеза у других групп (Hattersley, 1986), вероятно, также можно интерпретировать в пользу тесного единства этих подсемейств. Сближение арундиноидно-хлоридоидных и паникоидных злаков по физиологическим и биохимическим признакам находится в согласии с позицией ряда современных исследователей. M. Sharma (1986) на основе обобщения данных по характеристике цветка и вегетативных органов, анатомии листьев и путей фотосинтеза, механизмов распространения семян, эволюции числа и размера хромосом приходит к выводу о существовании четырех линий эволюции у злаков: первая включает подсемейства *Bambusoideae* и *Oryzoideae*, вторая — *Festucoideae*, третья — *Chlorioideae* и *Panicoideae* и четвертая — *Arundinoideae*. В то же время E. Kallogg (1986) не проводит между арундиноидными, хлоридоидными и паникоидными столь резкой границы. Она выводит хлоридоидные и паникоидные из арундиноидных.

Таким образом, сформулированная концепция генерализованного аминокислотного состава гипотетического предка полезна для уточнения объема подсемейств, для обоснования объективности существования этой систематической категории, отражающей наиболее общие направления эволюции морфологических и биохимических признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков. — Тр. по прикл. бот., ген. сел. Приложение 44. 1931. 428 с. — *Арефьева Л. П.* Изучение белков семян в связи с систематикой и филогенией трибы *Poeae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1984. 24 с. — *Благовещенский А. В.* Закономерности биохимической эволюции растений. — В кн.: Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972, с. 17—22. — *Конарев А. В., Семихов В. Ф., Примак С. П., Арефьева Л. П.* Серологический подход к оценке родства видов сем. *Poaceae*. — Раст. ресурсы, 1984, № 1, с. 9—17. — *Новожилова О. А., Семихов В. Ф.* Биохимическая эволюция и систематика триб подсемейства *Festucoideae* (*Poaceae*). — В кн.: Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981, с. 68—93. — *Новожилова О. А., Семихов В. Ф.* Аминокислотный состав белковых фракций семян *Secale cereale* L. и *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. — Прикл. биохим. и микробиол., 1985, № 5, с. 671—676. — *Семихов В. Ф.* Филогенетические отношения между трибами в подсемействе *Panicoideae*. — В кн.: Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974, с. 104—115. — *Семихов В. Ф.* О биохимической эволюции бамбуковых. — Бюл. ГБС АН СССР, 1978, вып. 108, с. 42—47. — *Семихов В. Ф.* О направлении эволюции белков семян. — В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М.: ГБС АН СССР, 1982, с. 26—31. — *Семихов В. Ф.* Исследование аминокислотного и фракционного состава белка семян трибы *Paniceae* R. Br. в связи с систематикой и филогенией. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, вып. 2, с. 105—114. — *Семихов В. Ф.* Исследование аминокислотного состава и белкового комплекса семян трибы *Andropogoneae* Dum. (*Gramineae*). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986, т. 91, вып. 4, с. 64—72. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А.* Таксономическая ценность аминокислотного состава семян. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1207—1215. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П.* Вариабельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с использованием этих признаков в систематике растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, № 1, с. 68—78. — *Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Вахромеев В. И.* Свойства и аминокислотный состав белков семян в связи с систематикой и филогенией трибы *Brachypodieae* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 2, с. 162—170. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Clayton D.* Andropogonoids. — In: International symposium on grass systematics and evolution. Smiths. Inst., Washington, D. C., 1986, p. 18. — *Hattersley P. W.* Variations in photosynthetic pathway. — Ibid., p. 8. — *Kallogg E. A.* Phylogenetic analysis of the *Gramineae*. — Ibid., p. 19. — *Pilger R.* Das System der *Gramineae* unter Ausschluss der *Bambusoideae*. — Bot. Jahrbüch., 1954, Bd 76, Hf 3, S. 281—384. — *Prat H.* Vers une classification naturelle des Graminées. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1960, vol. 107, N 1—2, p. 22—79.— *Sharma M. L.* Evolution and systematics of the *Gramineae*. — In: International symposium on grass systematics and evolution. Smiths. Inst., Washington, D. C., 1986, p. 39. — *Taira H.* Amino acid pattern of grass seed and systematics. — Proc. Jap. Soc. Plant Taxon., 1968, vol. 2, N 2, p. 14—17. — *Yeoh H. H.* Amino acid profiles of grasses. — In: International symposium on grass systematics and evolution. Smiths. Inst., Washington, D. C., 1986, p. 9.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 18 VIII 1987.

SUMMARY

The conception of general amino-acid composition of seeds in the hypothetical ancestor of grasses is formulated. This conception is usefull for closer definition of subfamily volume. It is also needed for objective substantiation of this systematic category, which reflects the most common evolutionary trends in changes of its morphological and biochemical features. The amino-acid composition of seeds, the evaluation of taxa remoteness from hypothetical ancestor and the immunochemical properties show that arundinoid-chloridoid grasses can be regarded as a single evolutionary line closely related to the panikoid line of grass evolution.

ТОМ 73 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1988, № 9

УДК 581.8 (571.651)

А. Е. Катенин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРНОГО РАВНИННОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ АМГУЭМЫ

A. E. KATENIN. VEGETATION OF THE NORTHERN PLAIN COAST OF THE CHUKOTKA PENINSULA IN THE UNDER CURRENT OF THE AMGUEMA RIVER

Характеризуются флора и растительность запада Ванкаремской низменности на примере ключевого участка, включающего долину р. Амгуэмы, заболоченную равнину и низкогорную гряду. Флора сосудистых растений (190 видов) по составу является арктической, в ней западные, континентальные, элементы преобладают над восточными, океаническими. На плакорах размещены кочкарные пушицевые сообщества, кустарниковые фитоценозы встречаются только в долине р. Амгуэмы, диапенсиевые сообщества приурочены к малоснежным, а кассиоповые и ивковые — к заснеженным местообитаниям. В районе отсутствует ряд фитоценозов, распространенных на востоке Чукотского п-ова. Исследованная территория относится к северному варианту подзоны северных гипоарктических тундр. Описаны структура и состав контуров карты растительности ключевого участка. Неоднородность растительного покрова района определяется главным образом неодинаковыми увлажнением и заснеженностью криогенных форм рельефа.

Материал для статьи собран в северном пункте профиля, пересекающего западную часть Чукотского п-ова с севера на юг (Катенин, 1974, 1984). Исследованная территория, площадью около 60 км^2, находится на левом берегу р. Амгуэмы в 30 км от ее устья и включает часть поймы Амгуэмы, заболоченную равнину и низкогорную гряду — северо-восточные отроги Экиатапского хр., сложенного изверженными породами кислого состава.

Р. Амгуэма в низовье протекает несколькими руслами и ее долина достигает ширины 5 км. На высоких надпойменных террасах, удаленных от современных русел, развиты полигональные болота. На низких островах около современных русел встречаются раздуваемые песчаные бугры.

Заболоченная равнина на юге участка расположена между грядой и рекой полосой от 300 до 1000 м шир., севернее она расширяется и переходит в приморскую равнину. На ней развиты полигональные болотные системы разной обводненности, однородные сильно увлажненные болота и озера. В южной части равнины долины ручьев достигают ширины 50 м и 2—3 м глубины. На севере участка ручьи имеют слабоврезанные и короткие долины. Равнина вдоль берега Амгуэмы хорошо дренирована, ледяные клинья между полигонами вытаяли, и полигоны превратились в плоские бугры; в обрыве берега, подмываемого рекой, обнажились клинья льда. К дренированной приречной полосе равнины приурочены бугры пучения — гидролакколиты диаметром 100—200 м и высотой до 2 м.

Гряда (максимальная высота 121 м над ур. м.) возвышается над заболоченной равниной на 20—30 м, вытянута с юга на север и покрыта корой выветривания. К гряде с запада и востока примыкают песчаные и суглинистые морские и ледниковые террасы, прорезанные оврагами.

У гряды можно выделить уплощенную вершину, пологий, рассеченный ложбинами склон на север, крутой ровный склон на запад и террасированный — на восток. На высоких частях плато гряды представлены древние полигональные системы, с полигонами, имеющими облик выпуклых бугров-блоков. В южной части плато расположены полосы каменистых россыпей шириной 50—150 м, вытянутых с юго-востока на северо-запад на 800 м, с заболоченными понижениями между ними шириной 100—250 м.

В местах перехода от плато к склонам находятся дренированные и малоснежные зимой взлобки. Преимущественно на северном склоне развиты сочетания дренированных грив шириной 150—350 м, вытянутых вниз на 300—700 м, и широких (30—80 м) многорусловых ложбин стока. На восточном склоне гряды выражены 2 террасы 150—400 м шир. с дренированными перегибами, крутыми склонами и заснеженными подножиями. Северо-восточный склон гряды прорезает овраг длиной 1500 м, шириной 200 м и глубиной до 15 м, с пологим северным и крутым южным склонами и ручьем на дне.

Изученная территория подразделяется на следующие ландшафтные участки: долина р. Амгуэмы, заболоченная равнина с долинами мелких речек и низкогорная гряда с оврагом на восточном склоне.

По данным метеостанции «Мыс Ванкарем» (Прикладной климатологический справочник, 1960), средняя годовая температура воздуха равна —10.6°, средние месячные температуры июня 1.8, июля 5.0, августа 4.5 и самого холодного месяца, февраля, —25.8. Число дней со снежным покровом 242, среднегодовое количество осадков 347 мм, из которых в теплый период выпадает 250 мм. В течение года преобладают ветры северо-западного и северного, а летом — северо-западного и юго-восточного направлений. Эти данные отражают лишь в общих чертах климатическую обстановку в районе работы, так как метеостанция расположена на берегу океана в пределах узкой полосы, подверженной максимальному его воздействию.

Обследованная территория испытывает влияние Северного Ледовитого океана, проявляющееся летом в сильных ветрах, приносящих холодный воздух, туманы и моросящие дожди. Снег в районе исследования распределяется неравномерно, он скапливается и долго не стаивает у подножия склонов, в оврагах и в долинах речек на равнине; вершина гряды, перегибы склонов и повышения на равнине остаются зимой без снежного покрова.

Вечная мерзлота в районе распространена почти повсеместно, но в пойме Амгуэмы она приурочена только к высоким островам. Под ее влиянием образуются разнообразные формы нано-, микро- и мезорельефа. На плато гряды встречаются суглинисто-щебнистые криотурбационные пятна диаметром 0.5—2 м. На суглинистых повышенных местах плато образован блочно-ложбинный рельеф с блоками размером от 3×15 до 20×30 м и криотурбационными буграми округлой или овальной формы на их поверхности. По склонам гряды криотурбационные бугры диаметром до 4 м и высотой до 1 м не сливаются в блоки. На вершинах таких бугров в увлажненных местообитаниях располагаются пятна голого грунта диаметром до 2 м, окруженные валиками высотой 20—30 см, шириной 30—50 см. К малоснежным повышениям на гряде и ее склонах приурочен пятнисто-плоскобугристый рельеф с буграми 10—20 см выс. и с округлыми пятнами 1—3 м диам. на их вершинах. Ложбины 0.3—3 м шир. охватывают бугры сплошной сетью и плавно переходят к их заросшим частям.

На гривках по склонам гряды встречаются слабо заросшие террасированные пятна (1×1.5 м) с нижней стороны с валиком высотой до 20 см и неглубокими понижениями по бокам. На пологих заснеженных склонах выражен грядково-ложбинный микрорельеф с формами, ориентированными вниз по склону. Грядки имеют высоту 20—30 см, ширину 0.5—1 м и длину 5—20 м, ложбины — ширину 0.3—1 м.

В широких ложбинах стока и на однородных склонах развито сочетание мелких ложбин (деллей) 2—8 м шир. и до 30 м дл. и вытянутых вниз по склону плоских гривок 3—8 м шир. и 5—15 м дл. В ложбинах часто бывает выражен валиково-мочажинный микрорельеф с формами, ориентированными поперек склона. Валики имеют высоту 10—30 см, ширину 0.2 (0.5) 2 м и длину до 5 м, мочажины — ширину 0.2 (1) 2 м и длину до 5 м.

На пологих склонах заболоченной равнины к Амгуэме располагаются гривково-ложбинные болота с гривками 10—30 м шир., 15—100 м дл. и до 20 см выс. и ложбинами до 10 м шир.

В топяных болотах на равнине встречается бугристо-мочажинный рельеф с многочисленными буграми высотой 30 см и 6—10×15 м в поперечнике. Болотные полигоны встречаются главным образом на равнине, но образуются также на склонах гряды и на островах поймы Амгуэмы. Они имеют размеры от 7×8 до 30×50 м. Ширина бровок полигонов колеблется от 2 до 6 м, трещины между полигонами достигают ширины 2 м и длины 10 м. По склонам бровок и на днищах полигонов распространены торфяно-минеральные бугорки, вытянутые вдоль оси бровок. Они имеют длину 30—150 см, ширину 20—70 см, высоту 10—30 см.

В долине Амгуэмы на низких и средних уровнях поймы выражены эолово-аллювиальные песчаные бугры 2—3 м диам. и до 1.5 м выс. Здесь же и в поймах мелких речек широко представлен аллювиальный гривково-ложбинный рельеф с гривками до 0.5 м выс., до 10 м шир. и 30 м дл.

К фитогенным формам нанорельефа в районе относятся кочки пушицы *Eriophorum vaginatum*,[1] бугорки, возникшие из кочек отмершей пушицы, и сфагновые бугорки. Кочки пушицы 15—40 см выс. встречаются на положительных и отрицательных формах рельефа на гряде и на заболоченной равнине. Кочки осоки *Carex lugens* 20—30 см выс. встречаются в районе редко. Бугорки из кочек отмершей пушицы 10—20 см выс. и 10—40 см диам. занимают дренированные и обдуваемые склоны в долины речек. Сфагновые плосковершинные бугорки 5—15 см высоты, 20—200 см диам., занимающие 10—30 % площади болотного сообщества, встречаются на днищах полигонов, а также в мочажинах валиково- и бугристо-мочажинных болот.

По районированию Арктики, предложенному В. Д. Александровой (1977), исследованная территория расположена в пределах средней полосы субарктических тундр. Согласно Б. А. Юрцеву (1973: 949, 950), она находится на границе приморского (северного) и южного вариантов подзоны северных гипоарктических тундр.

Флора сосудистых растений обследованной территории, выявленная А. Е. Катениным и М. П. Андреевым, насчитывает 190 видов и стоит в ряду бедных конкретных флор Чукотского п-ова. По составу ее можно назвать умеренно арктической с преобладанием (50 %) арктоальпийского элемента. Ниже перечислены 13 семейств с наибольшим количеством видов (в скобках), занимающих первые 10 мест: *Poaceae* (24), *Asteraceae* (19), *Salicaceae* (16), *Cyperaceae* (14), *Caryophyllaceae* (13), *Ranunculaceae* (11), *Scrophulariaceae* (10), *Rosaceae* (9), *Saxifragaceae* (8), *Polygonaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Juncaceae* (по 7).

Данные о встречаемости и активности видов сосудистых растений вычислены на основании анализа сводного списка 354 геоботанических описаний, содержащего 120 видов. Встречаемость вида (в скобках после его названия) выражает отношение (в %) числа описаний, в которых он отмечен, к общему числу описаний; 12 наиболее часто встречающихся видов, занимающих первые 10 мест и расположенных в порядке уменьшения процентов встречаемости: *Carex stans* (76), *Vaccinium vitis-idaea* (71), *Ledum decumbens* (68), *Cassiope tetragona* (64), *Salix pulchra* (64), *Betula exilis* (59), *Salix fuscescens* (55), *Eriophorum vaginatum* (54), *Calamagrostis holmii* (43), *Diapensia obovata*, *Eriophorum*

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по: Юрцев и др. (1979).

polystachion (по 42), *Carex lugens* (40). В этом списке одинаковое число видов (по 33 %) относится к арктоальпийской, гипоарктической и арктобореальной группам, но по сумме процентов встречаемости на первом месте находятся гипоарктические, а на последнем — арктобореальные виды.

Балл активности вида является средним значением его покрытия (в %) во всей совокупности описаний, т. е. частным от деления суммарного покрытия вида во всех описаниях на общее число описаний. Наиболее активные 10 видов перечислены в порядке уменьшения балла активности (в скобках после названия вида): *Eriophorum vaginatum* (10), *Carex stans* (7.4), *Salix pulchra* (4.5), *Ledum decumbens* (3.9), *Betula exilis* (3.6), *Cassiope tetragona* (3.2), *Carex lugens* (2.0), *Salix fuscescens* (1.7), *Diapensia obovata* (1.6), *Eriophorum polystachion* (1.3). К арктобореальной группе относится 40 % высокоактивных видов, к арктоальпийской и гипоарктической — по 30 %. Наибольшую сумму баллов активности имеют арктобореальные, а наименьшую — гипоарктические виды этого списка.

Исследованная территория находится в пределах Амгуэмского (переходного) округа чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1979). Это подтверждается присутствием в составе ее флоры характерных для округа западных (континентальных) видов (Юрцев, 1974) *Salix boganidensis*, *S. krylovii*, *Rumex graminifolius*, *Dianthus repens*, *Silene repens*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Pedicularis villosa*, *Castilleja pavlovii*, *Tanacetum bipinnatum*, в то время как восточных (океанических) видов во флоре участка значительно меньше: *Rhododendron camtschaticum*, *Bupleurum triradiatum*, *Pedicularis sudetica* subsp. *interioides*. Нет здесь также широко распространенных и часто доминирующих в Крайне-Восточном округе видов: *Carex nesophila*, *Dodecatheon frigidum*, *Solidago compacta*, *Loiseleuria procumbens*.

Растительность территории довольно однообразна из-за ее равнинности, заболоченности и однородности субстратов, а также из-за бедности флоры. Разнообразие флоры и растительности несколько увеличивается благодаря включению в обследованный участок поймы р. Амгуэмы и останцов древних песчаных террас.

Для растительности района характерны почти полное отсутствие сообществ высоких кустарников вне поймы Амгуэмы, а также широкое распространение в большинстве ландшафтных выделов сообществ *Eriophorum vaginatum* и *Carex stans*. Особенностью растительности является также присутствие кустарничковых диапенсиевых сообществ на малоснежных, а кассиопеевых — в сильно заснеженных местообитаниях. Бросается в глаза обилие черно- и желтоокрашенных нитевидно-кустистых лишайников из родов *Alectoria*, *Bryoria*, *Coelocaulon*[2] на повышениях и коричневых лентовидно-кустистых лишайников (*Cetraria delisei*, *C. andrejevii*) в заснеженных понижениях.

Фитоценозы *Eriophorum vaginatum* широко распространены в районе, они встречаются на гряде и на равнине. Причем на равнине сообщества этого вида представлены преимущественно большими по площади фитоценозами, а на гряде — их фрагментами. Они обычно приурочены к повышенным элементам полигональных, валиково-мочажинных и бугристых комплексов и к валикам вокруг пятен голого грунта. В этих сообществах часто встречаются кустарничек *Ledum decumbens*, низкорослый кустарник *Betula exilis*, ивы *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, а также *Carex stans* и *Eriophorum polystachion*. Во многих сообществах этой формации в районе большое покрытие имеют лишайники, часто господствуют зеленые мхи, в то время как сфагновые мхи в них доминируют редко. В результате отмирания *Eriophorum vaginatum* в ее фитоценозах на склонах в долины речек образуются березковые или березково-багульниковые мелкобугорковые сообщества.

---

[2] Латинские названия лишайников даны по: J. Poelt (Макарова, Катенин, 1979).

Фитоценозы *Diapensia obovata* часто встречаются на гряде, реже — на приречных частях заболоченной равнины. В этих сообществах большую роль играют лишайники из родов *Alectoria*, *Bryoria*, *Coelocaulon*. Сообщества *Dryas punctata* приурочены в районе главным образом к песчаным морским отложениям на юго-западном склоне гряды. Редко встречаются в районе сообщества *Salix sphenophylla*, приуроченные к плато гряды, и фитоценозы *Empetrum subholarcticum*, описанные на восточном склоне гряды и на острове в пойме Амгуэмы. Для района характерно отсутствие сообществ с доминированием *Arctous alpina*, *Rhododendron camtschaticum*, *Salix phlebophylla*, хотя эти виды здесь нами найдены.

Сообщества *Ledum decumbens*, представленные главным образом фрагментами фитоценозов, широко распространены на склонах гряды и на осушенных частях равнины — по склонам в долины речек и на гидролакколитах. Фитоценозы *Betula exilis* в районе в большинстве случаев можно отнести к кустарничковым сообществам из-за небольшой высоты (5—20 см) и характера роста березки; в них она часто образует один ярус с кустарничком багульником. Эти фитоценозы встречаются на гряде и по склонам в долины речек на равнине. В березковых сообществах большое обилие имеют лишайники *Cetraria islandica*, *C. laevigata*.

Фитоценозы *Cassiope tetragona* приурочены в районе к заснеженным местообитаниям на гряде и на равнине. В них обилен лишайник *Cetraria delisei*. Еще более заснеженные места на склонах гряды и в долинах речек занимают сообщества *Salix chamissonis*. Сообщества с доминированием *Salix polaris* встречены в овраге, у подножия восточного склона гряды и в долине речки.

Кустарниковые сообщества, образованные *Salix pulchra*, встречаются в долинах речек на равнине, в нижних частях склонов гряды и в пойме Амгуэмы. Кусты ив в долинах речек и на склонах гряды лишь иногда достигают высоты 40 см, чаще они не бывают выше 15 см. Для ивняков в заснеженных местообитаниях на склонах гряды характерны кустарнички *Salix chamissonis* и *Cassiope tetragona*, для ивняков в долинах речек — *Calamagrostis lapponica*, *Carex stans* и *Spiraea stevenii*, а для ивняков на торфе осушенного болота — *Betula exilis* и *Vaccinium vitis-idaea*. В пойме Амгуэмы представлены довольно высокие (до 40 см) заросли *Salix pulchra* с разнотравьем и примесью *Salix glauca* и *S. saxatilis*, а также заболоченные разнотравно-осоковые ивняки с *Carex stans* и *Nardosmia frigida*.

Сообщества *Salix fuscescens* встречаются на склоне гряды и на заболоченной равнине. Ива высотой 5—15 см располагается здесь в одном ярусе с *Betula exilis*, *Cassiope tetragona*. В сообществе *Salix saxatilis* с кустами высотой 10—15 см, описанном в пойме Амгуэмы, в одном ярусе с ивой растет *Vaccinium uliginosum*, а в нижнем ярусе господствуют *Salix nummularia*, *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum*. В пойме Амгуэмы на песчаных гривах встречаются сообщества *Salix glauca*. Ивы *Salix alaxensis*, *S. lanata* subsp. *richardsonii* в районе встречаются только в пойме Амгуэмы и не образуют сообществ.

Куртинные кустарничково-травяные группировки, характерные для малоснежных местообитаний, в районе встречаются редко. На плато гряды к суглинистым пятнам среди камней приурочены фрагменты диапенсиево-остролодочниковых (*Oxytropis czukotica*) и диапенсиево-злаково-ожиковых (*Luzula nivalis*) группировок с покрытием растительности около 30 %. На прирусловом вале в пойме речки описана ожиково-разнотравно-мятликовая (*Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Luzula unalaschkensis*) группировка с покрытием 20 %.

В приречной части заболоченной равнины на торфе осушенного полигона встречено кустарничково-злаково-разнотравное сообщество с господством *Polygonum tripterocarpum*, а на сырых торфяных буграх — сообщества *Rubus chamaemorus*, для которых характерны *Spiraea stevenii*, *Calamagrostis lapponica*, зеленые и сфагновые мхи. К валикам террасок на склоне гряды приурочены кустарничково-вейниковые, а к поселению сусликов на плато гряды — вейниковые лишайниково-зеленомошные сообщества с господством *Calamagrostis holmii*. В пойме Амгуэмы у нор сусликов на песчаном бугре описано ивово-вейниковое сообщество с *Calamagrostis purpurea*.

В пойме речек на равнине встречаются ожиково-злаково-разнотравные луговые сообщества (*Artemisia arctica*, *Polygonum viviparum*, *Luzula unalaschkensis*, *Poa arctica*, *Salix chamissonis*) с общим покрытием 50 %. Сообщества *Nardosmia frigida* характерны для сильно заснеженных мест в овраге. К таким же местам приурочены группировки *Rumex arcticus* с покрытием растительности 40 % и группировки *Alopecurus alpinus* с большим количеством отмершего лишайника *Cladonia macroceras*. В пойме ручья на дне оврага описаны группировки *Phippsia algida*.

Фитоценозы с доминированием *Carex stans* часто встречаются в районе исследования. Большие по площади осоковые фитоценозы приурочены к однородным и полигональным болотам на равнине, а на гряде преобладают фрагменты сухих осочников со злаками, разнотравьем, кустарничками и зелеными мхами. Сообщества этой формации развиты также в долинах речек на равнине, в пойме Амгуэмы и в овраге. Сообщества с доминированием *Carex rotundata* встречаются в полигональных болотах на равнине и на террасированном склоне гряды, а сообщества *Eriophorum medium* — на днищах полигонов и в ложбинах стока на склонах гряды и на равнине. Сообщества *Eriophorum polystachion* с хорошо развитым моховым ярусом приурочены к понижениям на гряде и в приречной части равнины. Иногда эта пушица образует несомкнутые группировки на увлажненных пятнах суглинка.

Фитоценозы *Carex lugens* приурочены к плато и склонам гряды. В них обильны *Cassiope tetragona*, *Salix chamissonis*, *S. pulchra*, *Nardosmia frigida*.

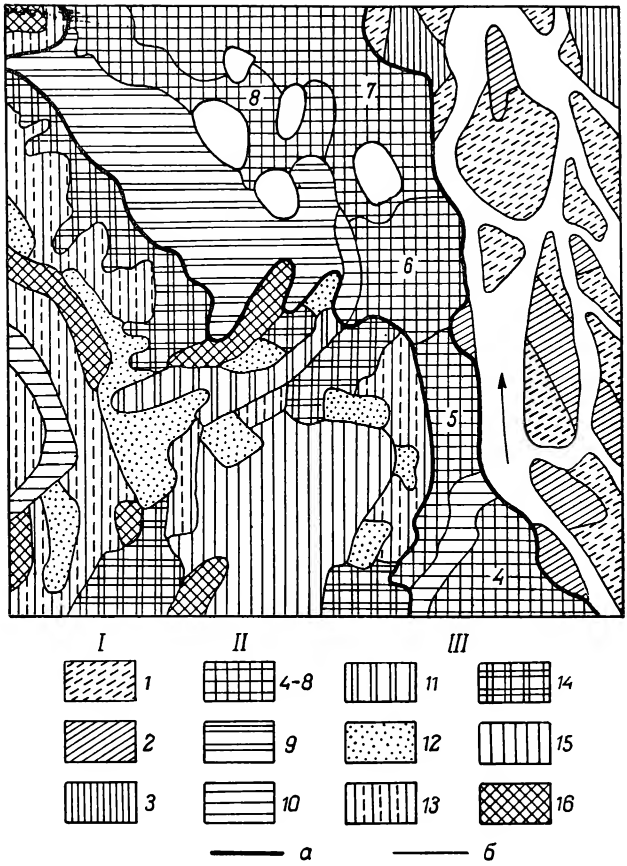
Фитоценозы накипных лишайников из родов *Pertusaria*, *Ochrolechia* и первичных слоевищ приурочены преимущественно к суглинистым пятнам на гряде, а листоватых, накипных и кустистых эпилитных лишайников из родов *Umbilicaria*, *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Pseudephebe*, *Cetraria* — к щебнистым пятнам и гривкам из камней на плато. Фитоценозы нитевидно-кустистых лишайников описаны на повышениях по склонам гряды. Фрагменты сообществ *Cetraria cucullata* часто встречаются на склонах гряды и на повышениях на равнине, а *Cetraria islandica*, *C. laevigata* — на дренированных приречных частях равнины. Фитоценозы с господством *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* характерны для гряды и приречной части равнины. Хионофильные виды *Cetraria delisei*, *C. andrejevii* и виды из рода *Stereocaulon* образуют сообщества в овраге, на склонах гряды и в долинах речек на равнине (Макарова, Катенин, 1979).

Наиболее распространенными зеленомошными сообществами в районе являются фитоценозы *Oncophorus wahlenbergii*,[3] которые приурочены к понижениям рельефа на гряде и в приречной части равнины. Фитоценозы с господством гидрофильных представителей рода *Drepanocladus* встречаются в микропонижениях на гряде, хионофильного вида *Drepanocladus uncinatus* — в овраге, *Aulacomnium palustre* — в слабо увлажненных понижениях на склонах гряды и на полигональных болотах на равнине, а фитоценозы *Rhacomitrium lanuginosum* — по пятнам на плато.

Сфагновые сообщества в виде бугорков и валиков встречаются довольно часто в понижениях на гряде, в овраге, по берегам речек и на полигонах на равнине. Сообщества гидрофильных сфагновых мхов встречаются в районе редко и приурочены к полигональным болотам, гидролакколитам и берегам ручьев на равнине. Листостебельные печеночники в районе образуют сообще-

---

[3] Латинские названия мохообразных приведены по: Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961.



Карта растительности участка в нижнем течении р. Амгуэмы.

I—III — ландшафтные участки; *1—16* — пояснены в тексте; *а* — границы ландшафтных участков, *б* — границы контуров.

ства небольших размеров в микропонижениях и на зарастающих пятнах суглинка на гряде, в овраге, на равнине и в долине Амгуэмы.

Общие закономерности структуры растительного покрова (РП) обследованной территории показаны на карте (см. рисунок). Контуры карты являются неоднородными территориальными единицами (ТЕ) или комбинациями большой сложности, внутреннее строение которых описано в тексте, где указываются тип структуры каждого контура, уровень его сложности и принадлежность его компонентов к экологическому или сукцессионному ряду.

Неоднородные ТЕ относятся к нескольким структурным типам — катенам, тесселлятам, пертурбатам, альтернатам и конфузионам (Катенин, 1988). В катене компоненты принадлежат к одному абстрактному экологическому или сукцессионному ряду и располагаются, как в соответствующем абстрактном ряду. В тесселляте компоненты принадлежат к одному абстрактному ряду, но расположены не так, как в нем, а с характерной для конкретной ТЕ периодичностью. У пертурбата компоненты принадлежат к одному ряду, но располагаются хаотично, без единообразной для конкретного пертурбата периодичности. Компоненты ТЕ типа альтерната и конфузиона принадлежат к разным абстрактным экологическим или сукцессионным рядам, причем у альтерната они располагаются с определенной периодичностью, а у конфузиона — беспорядочно.

Как отдельный фитоценоз, так и РП ландшафтного выдела, например болотного массива, являются территориальными единицами. Если однородный фитоценоз рассматривать как ТЕ нулевого уровня сложности, то бугристо-мочажинный болотный тесселлят, состоящий из компонентов-фитоценозов, будет ТЕ первого уровня сложности (I у. с.). Бугристо-мочажинный тесселлят I у. с. в сочетании с однородными фитоценозами или с другой ТЕ I у. с. образует ТЕ II у. с.

I. Растительность долины Амгуэмы. *1* — начальные стадии формирования РП на разных субстратах и уровнях поймы (конфузион III у. с.). В пойме низкого уровня на супесчаных субстратах располагаются пертурбаты I у. с. из группировок гидрофильных злаков и осоковидных, а на песчаных субстратах — пертурбаты I у. с. из группировок злаков, разнотравья и ив. На бугристых песках в пойме среднего уровня находятся тесселляты I у. с. с разнотравно-злаковыми фитоценозами (фит.) на буграх и травяными ивняками между ними. *2* — сложившаяся растительность гривково-ложбинной поймы разных уровней (пертурбат III у. с.). В пойме низкого уровня располагаются гривково-ложбинные (г.-л.) тесселляты I у. с. с сабельниково-осоковыми фит. в ложбинах и зеленомошными ивняками на гривках. В пойме среднего уровня находятся г.-л. тесселляты II у. с., у которых к ложбинам приурочены валиково-мочажинные тесселляты I у. с. с зеленомошно-осоковыми фит. в мочажинах и зеленомошными ивняками на валиках, а к гривкам — лишайниково-зеленомошные ивняки. В пойме высокого уровня располагаются г.-л. тесселляты II у. с. с разнотравными ивняками в ложбинах и бугристыми тесселлятами I у. с. на гривках, в которых к понижениям приурочены лишайниковые ивняки, а к буграм — шикшевые фит. *3* — растительность высоких террас в центральной части поймы — полигональные тесселляты II у. с. с шикшевыми фит. на бровках полигонов и пертурбатами I у. с. из лютиково-водно-сосенковых и арктофилово-осоковых водных фит. в понижениях на полигонах.

II. Растительность заболоченной равнины. *4* — комбинация (пертурбат IV у. с.) из нескольких вариантов полигональных и гривково-ложбинных болот в южной части равнины. Здесь преобладают кочкарные пушицевые, осоковые и пушицевые водные фит., часто встречаются зеленомошно-осоковые и сфагновые бугорковые фит., реже — багульниковые, березковые фит. и кустарничково-моховые ивняки, редко встречаются мезофитные (*Cladina rangiferina*) и нивально-гигрофитные (*Cetraria delisei*) кустисто-лишайниковые фит. *5* — комбинация (пертурбат IV у. с.) из нескольких типов полигональных, гривково-ложбинных и бугристо-мочажинных болот и растительности гидролакколитов у подножия гряды. Здесь особенно широко распространены кочкарные пушицевые, осоковые водные, зеленомошно-осоковые и сфагновые бугорковые фит., часто встречаются зеленомошные, багульниковые, березковые, кустисто-лишайниковые (мезофитные и нивально-гигрофитные) фит. и кустарничково-моховые ивняки, изредка — мочажинные сфагновые, пушицевые водные и нивально-гигрофитные печеночниковые фит. *6* — комбинация (пертурбат IV у. с.) из нескольких типов полигональных, гривково-ложбинных и однородных болот, а также растительности гидролакколитов в месте выхода на равнину оврага. Здесь преобладают осоковые водные и кочкарные пушицевые фит., часто встречаются зеленомошно-осоковые, бугорковые сфагновые, кустисто-лишайниковые, багульниковые и березковые фит., редки пушицевые и сфагновые водные, зеленомошные фит. и кустарничково-моховые ивняки. *7* — комбинация (пертурбат IV у. с.) из нескольких типов полигональных, бугристо-мочажинных и однородных болот в северной приречной части равнины. Здесь широко распространены осоковые водные фит. и несколько реже, чем в двух предыдущих контурах, встречаются кочкарные пушицевые фит., присутствуют голубичные фит. и нет ивняков. *8* — комбинация (пертурбат IV у. с.) из нескольких вариантов полигональных, однородных топяных и гривково-ложбинных болот, а также растительности гидролакколитов у подножия северного склона гряды. Здесь преобладают водные осоковые и кочкарные пушицевые фит., много бугорковых сфагновых, лишайниковых, зеленомошно-осоковых и зеленомошных фит., реже встречаются багульниковые и березковые фит., изредка — голубичные и ивовые фит. *9* — комбинация (гривово-ложбинный склоновый тесселлят IV у. с.) из грив с полигональными болотами и гидролакколитами и ложбин с гривково-ложбинными болотами в верхних и полигональными болотами в нижних частях на пологом северном склоне гряды. Наиболее часто здесь встречаются кочкарные пушицевые, осоковые водные и кустисто-лишайниковые фит., довольно часто — бугорковые сфагновые, зеленомошно-осоковые и зеленомошные фит., редко — багульниковые, березковые и гигрофитные печеночниковые фит. *10* — растительность глубоких долин речек на заболоченной равнине — конфузион IV у. с., в котором сочетаются растительность склонов в долины и нивально-пойменная растительность дна долины. Здесь нет пушицевых и осоковых водных, сфагновых, зеленомошных, печеночниковых и лишайниковых фит., мало кочкарных пушицевых и зеленомошно-осоковых фит. С долиной Амгуэмы этот контур сходен присутствием травяных ивняков. Для контура характерны березковые, зеленомошно-пушицевые и хионофильные ивковые фит., а также ивняки и разнотравные фит. с участием ивки *Salix chamissonis.*

III. Растительность низкогорной гряды. *11* — растительность оврага — конфузион IV у. с. из болотных и тундровых сообществ склонов и нивальных сообществ днища. Здесь часто встречаются нивально-гигрофитные кустисто-лишайниковые (*Certaria delisei*, *Cladonia macroceras*), печеночниковые, сфагновые и зеленомошно-осоковые фит. Для контура характерны мохово-ивковые (*Salix polaris*), ивково-нардосмиевые и ивково-лисохвостные нивальные сообщества. *12* — растительность перегибов склонов гряды — конфузион IV у. с., сложенный из комбинаций слегка заболоченных горизонтальных участков выше перегибов (катена II у. с.), комбинаций собственно перегиба (катена III у. с.) и комбинаций заснеженных участков непосредственно под перегибом (гривково-ложбинных тесселлятов III у. с.). В этом контуре часто встречаются кочкарные пушицевые и багульниковые фит., редки зеленомошно-осоковые, кустисто-лишайниковые и печеночниковые гигрофитные фит. Специфическими для контура являются дриадовые, диапенсиевые и нитевидно-кустистые лишайниковые хионофобные фит., а также кассиоповые сообщества. *13* — растительность террасированного склона гряды (тесселлят V у. с.) с двумя террасами, на каждой из которых представлена катена IV у. с. Здесь присутствует большое количество кочкарных пушицевых и гигрофитных зеленомошных фит., встречаются осоковые (*Carex lugens*), кассиоповые и диапенсиевые фит. *14* — растительность гривково-ложбинных склонов гряды (тесселлят V у. с.) с вытянутыми вниз по склону гривками и ложбинами, расширенными и заболоченными в нижней части склона. Здесь преобладают кочкарные пушицевые фит., часто встречаются печеночниковые, лишайниковые, бугорковые сфагновые, зеленомошно-осоковые и багульниковые фит., редки осоковые и пушицевые водные, зеленомошные и голубичные фит. *15* — растительность плато гряды — тесселлят IV у. с., состоящий из растительности каменистых грив и растительности понижений между ними. Здесь преобладают кочкарные пушицевые и гигрофитные печеночниковые фит., реже встречаются осоковые водные, лишайниковые, голубичные и осоковые (*Carex lugens*) фит. *16* — растительность плоских участков на плато — тесселлятог III у. с., в которых выделяются блоки и ложбины. Блоки являются бугристыми тесселлятами II у. с. с валиково-пятнистыми пертурбатами I у. с. на буграх из печеночниковых и диапенсиевых фит. на пятнах и кассиоповых фит. на валиках, а в понижениях между буграми с мохово-осоковыми фит. В ложбинах между блоками находятся бугристые тесселляты I у. с. с кочкарными пушицевыми сфагновыми фит. на буграх и кочкарными пушицевыми печеночниковыми фит. в понижениях.

В долине Амгуэмы преобладает аллювиальный и эолово-аллювиальный рельеф и только на внепойменных островах развиты мерзлотные полигоны. РП долины Амгуэмы сложен преимущественно неупорядоченными ТЕ — пертурбатами и конфузионами. Упорядоченные комбинации на ранних стадиях формирования РП представлены бугристыми, на более поздних — гривково-ложбинными, а на заключительных — полигональными тесселлятами. При этом начальные стадии формирования растительности долины Амгуэмы характеризуются травяными фит., средние — травяными и кустарничково-моховыми ивняками, а поздние — болотными и тундровыми фит.

На заболоченной равнине преобладает мерзлотный (полигоны, болотные бугры, гидролакколиты) и склоново-мерзлотный (гривки, грядки, валики, бугорки) рельеф. Этот рельеф вызывает широкое распространение на равнине упорядоченных ТЕ — тесселлятов. Здесь также часто встречаются неупорядоченные ТЕ — пертурбаты, и только по приречному краю равнины — фитокатены. На равнине преобладают болотные и болотно-тундровые фит. РП долин мелких речек сложен двумя сходными компонентами — склонами в долину, расположенными симметрично к третьему — дну долины. Неоднородность РП на склонах порождена факторами дренированности и заснеженности, а на дне — поемностью. В этом контуре развит аллювиальный и склоново-мерзлотный рельеф. На дне часто встречаются тесселляты и пертурбаты, а на склонах — фитокатены. Растительность тоже имеет двойственный характер — на склонах представлены дренированные и заболоченные тундровые, болотные и нивально-тундровые фит., а на дне — пойменно-нивальные травяные, ивковые и ивовые фит.

РП оврага состоит из двух компонентов — растительности склона и дна, причем на склоне развиты мерзлотный и склоново-мерзлотный, а на дне оврага аллювиальный рельеф. В РП этого контура представлены тесселляты и фитокатены. Фитоценозы на склоне организованы фактором увлажнения, а на дне — факторами заснеженности и поемности, поэтому РП здесь сложен сообществами двух экологических типов — тундровыми и нивальными.

На склонах гряды развит мерзлотный и склоново-мерзлотный рельеф. В РП склонов встречаются тесселляты, связанные с мерзлотным рельефом, катены, порожденные градиентами экологических факторов, а также конфузионы, в пределах которых ведущими одновременно являются несколько факторов. Для склонов характерно большое разнообразие тундровых, нивально-тундровых и болотно-тундровых фит.

На плато гряды преобладает мерзлотный рельеф и изредка встречается литогенный рельеф. В РП господствуют тесселляты и характерны валиково-пятнистые пертурбаты, приуроченные к буграм. Растительность плато однообразна, здесь представлен небольшой набор тундровых и болотных фит.

Зональными в районе являются кочкарные пушицевые зеленомошные фит., на легких субстратах присутствуют дриадовые лишайниковые фит., малоснежные местообитания заняты нитевидно-кустистыми лишайниковыми и диапенсиевыми фит., сильнозаснеженные — мохово-ивковыми и ивково-лисохвостными фит. Для района характерно почти полное отсутствие кустарниковых фит. вне поймы Амгуэмы. Особенностью растительности являются небольшой набор формаций и малое разнообразие ассоциаций в их пределах, за исключением формаций *Eriophorum vaginatum* и *Carex stans*.

Значительно удаленный от побережья океана ключевой участок находится вне приморской полосы угнетенной растительности. Особенности растительности и флоры позволяют отнести его к северному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Катенин, 1984).

Причинами расчленения РП в районе являются формы рельефа главным образом мерзлотного происхождения, которые вызывают многообразие проявления ведущих факторов среды — увлажнения и мощности снежного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Катенин А. Е.* Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1583—1595. — *Катенин А. Е.* Растительность восточного берега залива Креста (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 316—324. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны. — Бот. журн., 1988, т. 73, № 2, с. 186—197. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения реки Амгуэмы. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 10, с. 1443—1451. — *Прикладной* климатологический справочник северо-востока СССР / Под ред. Н. К. Клюкина. Магадан: Кн. изд-во, 1960. 427 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 7, с. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии северо-востока Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики.— В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 5, с. 111—122; вып. 6, с. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 III 1988.

SUMMARY

The area of study belongs to the northern variant of the subzone of northern hypoarctic tundras. Its flora is moderate-arctic with the predominance of the western continental species. The tussok cottongrass communities are widely distributed on the plain and the low mountain range. The lichen and dwarf shrub (*Diapensia obovata*) communities are confined to the locations on the range with thin snow cover, while *Cassiope tetragona* and *Salix chamissonis* communities — to those with deep snow. Wet meadow communities, dominated by *Carex stans* and *Eriophorum medium*, inhabit depressions on the marshy plain. Willow tall shrub communities occur only in the floodplain of the Amguema river. The composition and structure of the territorial units, shown on the map, are described. Heterogeneity of the vegetation cover reflects the pattern of moisture and snow regime, which, in their turn, are strongly dependent on cryogenic forms of relief.

УДК 612.015.4 : 581.45 (—924.16)

Л. М. Лукьянова

О СОДЕРЖАНИИ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ХИБИН

L. M. LUKJANOVA. ON THE CONTENT OF PLASTID PIGMENTS IN LEAVES OF PLANTS FROM KHIBINY MOUNTAINS

Проведен экологический анализ данных по содержанию пигментов пластид в листьях растений, произрастающих в разных растительных поясах Хибинского горного массива, на основе многолетних исследований. У растений разных местообитаний выявлены различия по количеству и соотношению компонентов пигментной системы, особенно по величине доли каротина в сумме желтых пигментов. Показана также связь содержания пигментов в листьях с феноритмотипом растений.

Изучение содержания и состава пигментов пластид растений в сравнительно-географическом и экологическом плане имеет довольно давнюю историю, и соответственно многочисленны полученные разными авторами данные (см.: Лукьянова, 1982а, б). За последние годы вновь возрос интерес к исследованиям этого направления в связи с необходимостью оценки и прогнозирования устойчивости, продуктивности биоценозов в конкретных природных зонах и последствий влияния на них различных факторов среды, в том числе и антропогенного.

Адаптивная стратегия различных видов на разных уровнях организации, особенно растений в экстремальных условиях среды, анализируется (Заленский, 1982; Чернов, Матвеева, 1983; Чернов, 1984; Юрцев, 1984). Ассимиляционный аппарат растений, его лабильность (или устойчивость) характеризуют адаптационные возможности растений изучаемого региона. Для Кольской Субарктики такие исследования проводятся с начала 60-х годов (Лукьянова и др., 1986).

В настоящей работе сделана попытка экологического анализа данных по содержанию зеленых и желтых пигментов пластид листьев растений в разных поясах Хибинского горного массива: горных тундрах (500—800 м над ур. м.), лесном поясе и долинных тундрах, образованных в результате температурных инверсий (около 200 м над ур. м.). Характеристика условий среды в местообитаниях подробно описана ранее (Медведев, 1964; Лукьянова и др., 1986).

Методика

Определение пигментов пластид проводили после фиксации листьев в ацетоне (Сапожников и др., 1978): зеленых — прямым спектрофотометрированием (Lichtenthaler, Wellburn, 1983) с учетом поправок, сделанных Т. Г. Масловой с сотрудниками (1986), желтых — после хроматографического разделения в тонком слое сорбентов (Корнюшенко, Сапожников, 1969) на каротин и сумму ксантофиллов. Пробы полностью развитых листьев отбирали в фазе цветения или начала плодоношения растений. Расчет количества пигментов производили на сырую массу листьев.

Флора Хибин характеризуется наличием разных географических элементов, среди которых около 50 % составляют арктические, арктоальпийские и арктогорнотундровые виды. Названия растений и деление их на географические элементы флоры приводим по М. Л. Раменской (1983).

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 представлено распределение видов растений по содержанию в листьях зеленых пигментов. Этот анализ проведен на основании материалов, опубликованных нами ранее (Лукьянова, 1984, 1987; Лукьянова и др., 1986) и полученных позднее. В указанных работах имеются списки растений и абсолютные величины содержания хлорофиллов в листьях растений Хибин. Всего исследовано в горной тундре 49 видов, из них бореальных 14, в лесном поясе 23 вида, из них бореальных 13. Многие бореальные виды встречаются в обоих поясах.

На рис. 1, *А* видно, что в горной тундре более 70 % растений содержат в листьях 2 мг·г$^{-1}$ хлорофиллов и менее; в лесном поясе таких растений только 47 %, а 36 % составляют растения с содержанием хлорофиллов от 2.1 до 3 мг·г$^{-1}$. В горной тундре к последним относится всего 20 % видов растений. Процент видов, в листьях которых зеленых пигментов 1 мг·г$^{-1}$ и менее, и видов с содержанием пигментов более 3 мг·г$^{-1}$ почти одинаков в обоих растительных поясах. Растения с количеством хлорофиллов 4 мг·г$^{-1}$ и более встретились только в лесном поясе. Сравнение распределения видов по географическому происхождению показывает, что более половины бореальных видов имеют 2 мг·г$^{-1}$ хлорофиллов и менее (рис. 1, *Б*). В группе видов с содержанием хлорофиллов в листьях от 2.1 до 3 мг·г$^{-1}$ бореальных 38 %, остальных 23 %; видов с содержанием зеленых пигментов 1 мг·г$^{-1}$ и менее среди бореальных очень мало. Принимая во внимание, что в лесном поясе бореальных видов значительно больше, чем в горной тундре (это соотношение видно и в числе исследованных растений), можно считать, что различия по количеству пигментов в большей степени зависят от места обитания растений, чем от их происхождения.

Большинство исследованных хибинских растений можно отнести к светолюбивым, так как хлорофиллов в их листьях редко больше 3 мг·г$^{-1}$ сырой массы (мы применяем градацию, которую использовал В. Н. Любименко (1916) при анализе количества зеленых пигментов в листьях растений разных географических зон земного шара).

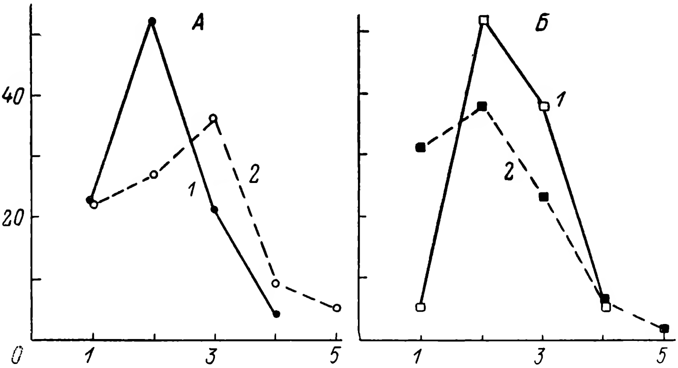


Рис. 1. Распределение видов растений по содержанию в листьях зеленых пигментов.

А — в разных растительных поясах: *1* — горная тундра, *2* — лесной пояс; *Б* — в зависимости от географического происхождения: *1* — бореальные виды, *2* — все остальные географические элементы флоры. По оси абсцисс — содержание хлорофиллов, мг·г$^{-1}$ сыр. массы листьев; числовые классы: 1 и менее, 1.1—2, 2.1—3 и т. д.; по оси ординат: *А* — число видов, исследованных в каждом местообитании, %; *Б* — то же в обоих местообитаниях.

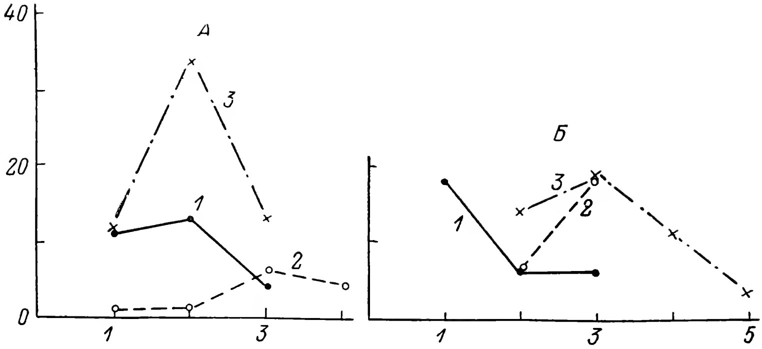


Рис. 2. Распределение видов растений по содержанию в листьях зеленых пигментов в зависимости от феноритмотипа.

А — горная тундра, *Б* — лесной пояс. *1* — вечнозеленые и летне-зимне-зеленые растения, *2* — листопадные древесные растения и кустарнички, *3* — летне-зеленые травянистые многолетники. По оси абсцисс — то же, что на рис. 1; по оси ординат — число видов, исследованных в каждом местообитании, %.

Рассмотрим зависимость содержания зеленых пигментов в листьях исследованных растений от их жизненной формы и феноритмотипа (деление по Нахуцришвили, 1981, 1982; Похилько, 1987). В горной тундре (рис. 2, *А*, *1*) большинство растений с зимующими ассимилирующими органами имеют мало хлорофиллов (2 мг·г$^{-1}$ и менее), у небольшой группы растений — от 2.1 до 3 мг·г$^{-1}$. Листопадные кустарнички (рис. 2, *А*, *2*) почти все попали в число растений с содержанием хлорофиллов от 2.1 до 4 мг·г$^{-1}$. Среди исследованных в горной тундре летне-зеленых травянистых многолетников нет видов с количеством хлорофиллов 3 мг·г$^{-1}$ и более. В лесном поясе (рис. 2, *Б*) почти 20 % вечнозеленых и летне-зимне-зеленых растений содержит в листьях менее 1 мг·г$^{-1}$ зеленых пигментов, и среди них также нет растений с количеством хлорофиллов 3 мг·г$^{-1}$ и более. Все листопадные кустарнички в лесном поясе относятся к группе, где хлорофиллов от 1.1 до 3 мг·г$^{-1}$, а среди летне-зеленых травянистых многолетников (рис. 2, *Б*, *3*) имеются растения с содержанием хлорофиллов 4 мг·г$^{-1}$ и более.

Таким образом, в горной тундре растения разных жизненных форм и феноритмотипов имеют примерно одинаковый диапазон величин зеленых пигментов, а в лесном поясе растения с малым количеством хлорофиллов встречаются только среди вечнозеленых форм. Увеличение числа летне-зеленых растений с относительно высоким содержанием хлорофиллов вероятнее всего связано со световым режимом — в горной тундре затенение отсутствует или весьма незначительно, в лесном же поясе, несмотря на редкостойность древесной растительности, затененность травянистого яруса все же имеется.

О желтых пигментах в листьях хибинских растений сведений немного (Шматок, 1957; Бухарин, 1961; Закман, 1969). В одной из работ (Лукьянова, 1984) приводились данные по отношению хлорофиллы : каротиноиды для значительного числа дикорастущих видов растений горной тундры и лесного пояса, но позднее выяснилось, что данные о желтых пигментах были в некоторых случаях завышены из-за погрешностей применявшейся методики. В настоящей работе приводится полный список растений, в листьях которых определено суммарное содержание желтых пигментов (за несколько вегетационных периодов отобраны повторяющиеся с отклонениями не более чем на 10—15 % от среднего значения максимальные величины). Растения в табл. 1 расположены в каждом растительном поясе в порядке возрастания количества каротиноидов при расчете на сырую массу листьев. Эти данные ниже рассмотрены в зависимости от места обитания, географического происхождения, жизненной формы и феноритмотипа растений.

ТАБЛИЦА 1

Содержание каротиноидов в листьях растений Хибин

№ п/п	Вид, местообитание	Каротиноиды		
		мкг на 1 г массы		мкг на 1 дм^2
		сырой	сухой	
	Горная тундра			
1	*Taraxacum lapponicum* Kihlm. ex Hand.-Mazz.	120	1070	290
2	*Saxifraga oppositifolia* L.	130	470	760
3	*Oxyria digyna* (L.) Hill	130	1400	750
4	*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.	150	500	380
5	*Diapensia lapponica* L.	160	380	—
6	*Phyllodoce coerulea* (L.) Bab.	160	400	—
7	*Hieracium alpinum* L.	160	760	580
8	*Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.	170	320	1700
9	*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.	170	320	1080
10	*Trientalis europaea* L.	170	880	240
11	*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill	170	1160	570
12	*Linnaea borealis* Gronov. ex L.	180	490	330
13	*Tussilago farfara* L.	190	820	710
14	*Empetrum hermaphroditum* Hagerup	200	530	790
15	*Papaver lapponicum* (A. Tolm.) Nordh.	210	1200	900
16	*Saussurea alpina* (L.) DC.	220	900	610
17	*Dianthus superbus* L.	220	930	470
18	*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.	220	990	450
19	*Solidago lapponica* Wither.	230	1200	540
20	*Vaccinium uliginosum* L.	250	670	600
21	*V. vitis-idaea* L.	250	700	1020
22	*Trollius europaeus* L.	260	700	450
23	*Astragalus frigidus* (L.) A. Gray	270	580	510
24	*Vaccinium myrtillus* L.	270	810	390
25	*Salix reticulata* L.	270	880	670
26	*Betula nana* L.	280	1600	1100
27	*Bartsia alpina* L.	290	990	760
28	*Oxytropis sordida* (Willd.) Pers.	310	1700	740
29	*Dryas octopetala* L.	320	830	790
30	*Geranium sylvaticum* L.	320	960	550
31	*Arctous alpina* (L.) Niedenzu	410	1100	900
32	*Gnaphalium norvegicum* Gunn.	420	1600	800
33	*Polygonum viviparum* L.	460	2200	1300
34	*Viola montana* L.	470	1900	650
35	*Poa alpina* L.	500	1800	1200
36	*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.	530	1870	1730
37	*Achillea apiculata* Orlova	550	4100	1600
38	*Chamerion angustifolium* (L.) Scop.	570	1400	1100
39	*Andromeda polifolia* L.	610	1600	—
40	*Sibbaldia procumbens* L.	670	1800	1300
41	*Salix polaris* Wahl.	670	2200	1360
42	*Silene acaulis* (L.) Jacq.	920	1500	—
43	*Carex bigelowii* Torr. ex Schwein.	940	2560	1650
	Лесной пояс			
1	*Oxyria digyna* (L.) Hill	100	710	240
2	*Picea obovata* Ledeb.	150	310	—
3	*Empetrum hermaphroditum* Hagerup	190	480	720
4	*Juniperus sibirica* Burgsd.	190	490	—
5	*Vaccinium vitis-idaea* L.	200	600	910
6	*Orthilia secunda* (L.) House	200	1200	370
7	*Cicerbita alpina* (L.) Wallr.	210	1200	320
8	*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.	220	1100	200
9	*Aconitum septentrionale* Koelle	220	1580	510
10	*Betula nana* L.	260	600	370
11	*Vaccinium myrtillus* L.	270	640	500

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Вид, местообитание	Каротиноиды		
		мкг на 1 г массы		мкг на 1 дм^2
		сырой	сухой	
12	*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers et Graebn.	280	1100	380
13	*Pyrola media* Sw.	280	1100	470
14	*Alchemilla glomerulans* Bus.	290	1200	320
15	*Linnaea borealis* L.	300	1200	600
16	*Moneses uniflora* (L.) A. Gray	310	670	500
17	*Geranium sylvaticum* L.	310	960	600
18	*Taraxacum lapponicum* Kihlm. ex Hand.-Mazz.	320	1980	600
19	*Chamerion angustifolium* (L.) Scop.	370	1400	500
20	*Lonicera subarctica* Orlova	410	1710	720
21	*Pinus sylvestris* subsp. *lapponica* (Fries ex C. Hartm.) Holmb.	430	1700	—
22	*Populus tremula* L.	460	1300	720
23	*Betula subarctica* Orlova	460	1410	670
24	*Trollius europaeus* L.	480	2100	600
25	*Sorbus gorodcovii* Pojark.	510	1470	760
26	*Solidago lapponica* Wither.	620	2500	1800

Примечание. Прочерк в таблице — отсутствие определений.

Как видно на рис. 3, *А*, *1*, в горной тундре около 60 % исследованных растений имеют в листьях от 201 до 300 мкг каротиноидов на 1 г сыр. массы независимо от происхождения вида (рис. 3, *Б*, *1*, *2*). Некоторое число видов с высоким содержанием каротиноидов есть в обоих местообитаниях, но максимальные величины (свыше 700 мкг·г$^{-1}$) обнаружены только у растений в горной тундре, причем среди бореальных видов их нет (рис. 3, *Б*, *1*; *В*, *1*). В лесном поясе растения с самым низким (100 мкг·г$^{-1}$) и самым высоким количеством желтых пигментов тоже не относятся к бореальным видам.

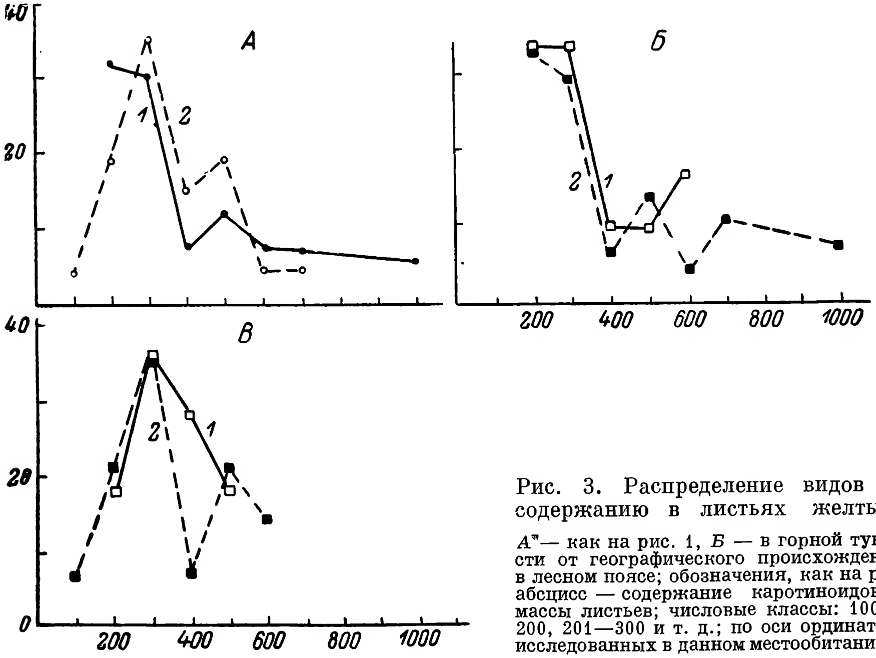


Рис. 3. Распределение видов растений по содержанию в листьях желтых пигментов.

А — как на рис. 1, *Б* — в горной тундре в зависимости от географического происхождения, *В* — то же в лесном поясе; обозначения, как на рис. 1, *Б*. По оси абсцисс — содержание каротиноидов мкг·г$^{-1}$ сыр. массы листьев; числовые классы: 100 и менее, 101—200, 201—300 и т. д.; по оси ординат — число видов исследованных в данном местообитании или группе, %

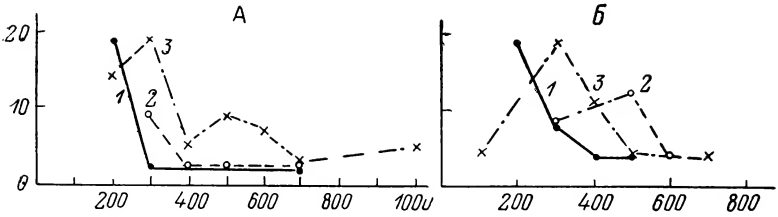


Рис. 4. Распределение видов растений по содержанию в листьях желтых пигментов в зависимости от феноритмотипа.

По оси абсцисс — то же, что на рис. 3; по оси ординат — число видов, исследованных в каждом местообитании, %; *А*, *Б* и обозначения кривых, как на рис. 2.

Распределение видов по этому же признаку в зависимости от жизненной формы и феноритмотипа показано на рис. 4. В горной тундре почти все вечнозеленые и летне-зимне-зеленые растения (20 из 22 % по отношению к общему числу в данном местообитании) содержат 200 мкг·г$^{-1}$ и менее желтых пигментов, и лишь немногие попали в группы с большими величинами (рис. 4, *А*, *1*). У преобладающей части листопадных кустарничков концентрация желтых пигментов в листьях от 201 до 300 мкг·г$^{-1}$ (рис. 4, *А*, *2*), и лишь отдельные виды имеют более высокое их содержание. Большинство летне-зеленых травянистых многолетников оказалось в группе, где желтые пигменты составляют 201—300 мкг·г$^{-1}$, остальные (около 40 % из исследованных в этой группе) характеризуются более высокими величинами (рис. 4, *А*, *3*).

В лесном поясе тоже довольно много вечнозеленых и летне-зимне-зеленых растений с низким (200 мкг·г$^{-1}$ и менее) содержанием каротиноидов, но здесь больше, чем в горной тундре (пропорционально числу исследованных), видов, у которых оно выше (рис. 4, *Б*, *1*). Листопадные формы древесных растений и кустарничков в основном имеют от 301 до 500 мкг·г$^{-1}$ желтых пигментов (рис. 4, *Б*, *2*), а летне-зеленые травянистые многолетники — от 301 до 400 мкг·г$^{-1}$ (рис. 4, *Б*, *3*).

Очень наглядно выразилась разница между растениями из различных местообитаний по величине доли каротина в суммарном содержании каротиноидов (табл. 2). В лесном поясе подавляющее большинство растений содержит 16—25 % каротина от суммы желтых пигментов, а в горной тундре — 26—30.

Высокое содержание каротина и его большую долю в суммарном количестве каротиноидов у растений Хибин (в основном кормовых и интродуцентов) отмечали И. Д. Шматок (1957) и П. Д. Бухарин (1961). У высокогорных растений это объясняется приспособлением к высокому уровню ультрафиолетового излучения. В Хибинах ультрафиолетовых лучей в спектре солнечного света во время вегетации очень немного даже по сравнению с умеренной зоной (Шульгин, 1973), так что повышение доли каротина у растений в горной тундре зависит

ТАБЛИЦА 2

Распределение растений (в процентах от числа исследованных) по величине доли каротина в суммарном содержании каротиноидов в листьях растений разных растительных поясов

Местообитание	Всего исследовано видов	% каротина от суммы каротиноидов			
		16—20	21—25	26—30	31—35
Горная тундра	43	—	24	69	7
Лесной пояс	26	56	39	5	—

ТАБЛИЦА 3

Содержание каротиноидов и соотношение массы зеленых и желтых пигментов в листьях растений одноименных видов в разных растительных поясах

Вид	Географический элемент флоры	Феноритмотип и жизненная форма	Горная тундра [1]		Лесной пояс [2]	
			каротиноиды, мкг на 1 г сыр. массы	хлорофиллы : каротиноиды	каротиноиды, мкг на 1 г сыр. массы	хлорофиллы : каротиноиды
Taraxacum lapponicum	агт	Летне-зеленые травянистые многолетники	120±10	7.5	320±30	6.3
Oxyria digyna	аа		130±10	5.6	100±15	5.5
Gymnocarpium dryopteris	б		220±10	9.0	220±15	8.9
Solidago lapponica	э		230±20	6.0	620±30	3.1
Trollius europaeus	б		260±15	5.9	480±20	2.6
Geranium sylvaticum	б		320±15	5.8	310±20	5.6
Chamerion angustifolium	б		360±20	5.7	570±30	2.6
Vaccinium myrtillus	б	Листопадные кустарнички	270±20	5.9	260±20	5.9
Betula nana[3]	га		280±20	5.7	260±25	5.7
Dryas octopetala[3]	аа		340±30	5.7	390±30	5.9
Linnaea borealis	б	Вечнозеленые кустарнички	180±15	6.3	300±30	5.7
Empetrum hermaphroditum	га		200±15	6.3	190±20	6.1
Vaccinium vitis-idaea	га		250±20	6.8	200±20	4.7

Примечание. аа — арктоальпийские виды, агт — арктогорно-тундровые, га — гипоарктические, э — эндемичные для региона, б — бореальные.

[1] Для *Dryas octopetala*, *Empetrum hermaphroditum* — юго-западный склон.

[2] Для *Betula nana* — долинная тундра; для *Dryas octopetala*, *Empetrum hermaphroditum* — северо-восточный склон.

[3] Объяснение в тексте.

не только от качества света, но, вероятно, и от всего комплекса условий местообитания.

В Хибинах некоторые типично бореальные виды поднимаются высоко в горные тундры; с другой стороны, в лесном поясе произрастают многие арктоальпийские и арктогорнотундровые виды. В табл. 3 представлены результаты исследования 13 одноименных видов растений, встречающихся в разных местообитаниях. Из нее следует, что 5 видов (арктоальпийский *Oxyria digyna*, бореальные *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus* и гипоарктический *V. vitis-idaea*) в обоих растительных поясах имеют одинаковое или близкое содержание каротиноидов. У пяти видов (арктогорно-тундрового *Taraxacum lapponicum*, эндемичного для Фенноскандии *Solidago lapponica* и бореальных *Trollius europaeus*, *Chamerion angustifolium*, *Linnaea borealis*) содержание каротиноидов заметно выше в лесном поясе. Трудно найти закономерные различия по этому признаку и у растений разных феноритмотипов — во всех трех группах есть растения с одинаковым или близким содержанием каротиноидов или с бóльшим в лесном поясе. Среди исследованных растений ни в одном случае не обнаружено достоверного увеличения количества каротиноидов у растений в горной тундре по сравнению с одноименными в лесном поясе.

У четырех из пяти видов растений, имеющих в обоих растительных поясах близкое содержание каротиноидов (*Oxyria digyna*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*), зеленых пигментов в листьях было также одинаково.

Следует сказать о трех видах растений, отмеченных в табл. 3 особо. Карликовая березка *Betula nana* исследована в горной тундре и долинной тундре, образовавшейся в результате температурной инверсии ниже расположения лесной растительности (около 200—250 м над ур. м.). Различий по приведенным в табл. 3 показателям нет. *Dryas octopetala* и *Empetrum hermaphroditum* исследованы на склонах разной экспозиции (юго-западном и северо-восточном, высоты над уровнем моря различаются незначительно). Более высокое отношение хлорофиллы : каротиноиды у *Dryas octopetala* на северо-восточном склоне, возможно, связано с худшими световыми условиями и свидетельствует о несколько повышенной теневыносливости в этом местообитании.

В целом из 13 исследованных в разных местообитаниях одноименных видов у восьми не обнаружено различий в содержании каротиноидов в листьях, и у шести близким было и количество хлорофиллов. Все это — широко распространенные в регионе и за его пределами виды. Вероятно, такая стабильность пигментного аппарата ассимилирующих органов говорит об общей устойчивости этих растений к влиянию факторов внешней среды, что и позволяет им успешно существовать в широком географическом ареале. Нашей дальнейшей задачей является получение достаточного количества данных в подтверждение сделанных выводов, для чего необходимо увеличение числа исследуемых в разных растительных поясах растений и изучаемых показателей.

Заключение

Исследованы содержание и соотношение пигментов пластид листьев примерно у 70 видов растений Хибин (что составляет почти 15 % флористического состава цветковых растений). Сравнительный анализ этих данных у растительных поясов, географических элементов флоры, жизненных форм и феноритмотипов показал следующее: 1) большинство изученных растений по содержанию зеленых пигментов в листьях относится к светолюбивому типу (хлорофиллов менее 3 мг на 1 г сыр. массы), при этом в горной тундре более половины растений имеет хлорофилла до 2 мг; 2) по количеству каротиноидов различия у растений разных растительных поясов невелики — и в горной тундре, и в лесном поясе большинство растений содержат 200—300 мкг каротиноидов на 1 г сыр. массы листьев; однако в лесном поясе не обнаружено растений, у которых каротиноидов больше 700 мкг$\cdot$г$^{-1}$, а в горной тундре отдельные виды имеют до 1000 мкг$\cdot$г$^{-1}$; в горной тундре не выявлено растений с самым низким (менее 100 мкг) содержанием каротиноидов; 3) четкая разница выявлена по величине доли каротина в суммарном содержании желтых пигментов — у 69 % растений горной тундры она составляет от 26 до 30 %, а в лесном поясе у 95 % растений эта доля не превышает 25 %; 4) количество пигментов в листьях исследованных хибинских растений в основном зависит от условий обитания, однако заметную роль при этом играет принадлежность к определенному феноритмотипу — в листьях вечнозеленых растений, как правило, содержание пигментов ниже, чем в листьях листопадных, а наибольшие величины получены для летне-зеленых травянистых многолетников в обоих растительных поясах; 5) многие широко распространенные в регионе (и за его пределами) виды, произрастающие в Хибинах и в лесном поясе и довольно высоко поднимающиеся в горно-тундровый пояс, сохраняют одинаковое или близкое содержание пигментов в листьях; предположение о консервативности этого признака у таких растений и о возможной связи этого факта с широтой ареала распространения требует дополнительной проверки на большем числе видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бухарин П. Д. Каротин интродуцированных растений в связи с вертикальной зональностью. — ДАН СССР, 1961, т. 136, № 4, с. 971—974. — *Закман Л. М.* Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1148—1157. — *Заленский О. В.* Экологофизиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1982. 48 с. — *Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И.* Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. — В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВИР, 1969, с. 181—192. — *Лукьянова Л. М.* Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. I. Влияние внешних факторов, сезонная и суточная динамика. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 3, с. 265—277. — *Лукьянова Л. М.* Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. II. Влияние эколого-географических условий и систематической принадлежности растений. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 4, с. 409—418. — *Лукьянова Л. М.* CO_2-газообмен растений Хибин. — В кн.: Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984, с. 88—95. — *Лукьянова Л. М.* Ботанико-географический анализ ассимиляционной деятельности растений Хибин. — В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Л.: Наука, 1987, с. 10—23. — *Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. 127 с. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. — Зап. Академии наук, СПб., 1916, сер. 8, вып. 33, с. 1—274. — *Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф.* Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов. — Физиология растений, 1986, т. 33, вып. 3, с. 615—619. — *Медведев П. М.* Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях. М.; Л.: Наука, 1964. 103 с. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 249—264. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Об итогах экологических исследований в высокогорьях Грузии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 6, с. 12—22. — *Похилько А. А.* Жизненные формы высших сосудистых растений, произрастающих в разных растительных поясах Хибинских гор. — В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Л.: Наука, 1987, с. 3—9. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с. — *Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др.* Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 11, с. 1586—1592. — *Чернов Ю. И.* О предпосылках освоения арктической среды разными группами организмов. — В кн.: Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984, с. 192—197. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Таксономический состав арктической флоры и пути освоения цветковыми растениями среды тундровой зоны. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 2, с. 187—201. — *Шматок И. Д.* Сезонная динамика каротина в листьях растений в условиях Крайнего Севера. — Бюл. ГБС, 1957, вып. 28, с. 52—65. — *Шульгин И. А.* Растение и солнце. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 251 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы изучения адаптации растений к условиям полярной безлесной области. — В кн.: Адаптация растений к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984, с. 207—212. — *Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R.* Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. — Biochem. Soc. Transact., 1983, vol. 11, N 5, p. 591—592.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
КФ АН СССР,
Кировск.

Получено 26 X 1987.

SUMMARY

The results of ecological and botanical-geographical analysis of plastid pigment (chlorophylls and carotenoids) content in leaves of plants growing in different environmental conditions of Khibiny mountains are presented. The relations of plastid pigment composition of leaves to the growth conditions and phenorhythmotypes of plants is demonstrated.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.34 (234.83+470.13)

Г. В. Железнова

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ЮЖНОГО ТИМАНА (КОМИ АССР)

G. V. ZHELEZNOVA. LEAFY MOSSES OF THE SOUTH TIMAN (THE KOMI ASSR)

Приводится 240 видов листостебельных мхов для Южного Тимана. Рассматриваются их таксономическое, географическое разнообразие, эколого-ценотическая приуроченность к различным местообитаниям.

Южным Тиманом принято называть южную часть Тиманского кряжа от 64 до 61° с. ш. (Разницын, 1968), в которую входят бассейны рек Ухты и Верхней Вычегды. Южный Тиман орографически почти не выделяется среди окружающих равнин, а наибольшие возвышенности носят название «парм» и достигают максимальной высоты 325 м. Коренными породами района являются метаморфические сланцы с девонскими и каменноугольными известняками, доломитами и песчаниками. Выходы на дневную поверхность древних отложений наблюдаются в основном по берегам рек и ручьев, редко по склонам гряд. Остальная часть территории покрыта четвертичными отложениями, представленными моренными покровными суглинками, глинами, флювиогляциальными и древнеаллювиальными песками и супесями и современным аллювием. Рельеф Южного Тимана представляет типичное плато размыва с торфянисто-глеевыми и подзолистыми почвами. Климат умеренно континентальный, с продолжительной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Гидрологическая сеть развита хорошо. Истоки рек начинаются в водораздельных болотах, дренирующее влияние речной сети не распространяется далеко за пределы долин. В растительном покрове господствуют еловые, елово-пихтовые и березово-еловые леса с примесью лиственницы и кедра (Непомилуева, Дурягина, 1985).

В течение полевых сезонов 1982—1984 гг. автор (в 1971 г. совместно с И. Д. Кильдюшевским) проводил сбор мохообразных детально-маршрутным и маршрутным методами в окрестностях населенных пунктов Югыдтыдор, Югыдъяг, Краснояр, Чинья-ворык, Керки, по рекам Нем, Ухте, просмотрел гербарные образцы, которые хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР, собранные геоботаниками в различные годы, использовал литературные данные E. Zickendrath (1900). Обработано свыше 2500 образцов.

Всего на Южном Тимане выявлено 240 видов листостебельных мхов, которые относятся к 86 родам и 37 семействам (табл. 1), что значительно меньше, чем на Среднем Тимане (Железнова, 1985), однако пропорции бриофлор близки в обоих районах.

На Южном Тимане одним видом представлено 7 семейств (19 %) и 49 родов (57 %). По числу видов ведущими семействами являются *Sphagnaceae* (30 видов) с родом *Sphagnum*, *Dicranaceae* (27) с родом *Dicranum* (16), *Amblystegiaceae* (24), *Brachytheciaceae* (21 вид). В 10 ведущих семейств входят 174 вида, что составляет 72 % от всех встреченных на Южном Тимане таксонов. Распределение ведущих семейств бриофлор Южного и Среднего Тимана (табл. 2) различается незначительно. В большей степени выровненные и низкогорные участки

ТАБЛИЦА 1

Характеристика флор листостебельных мхов Южного и Среднего Тимана

Показатель	Южный Тиман	Средний Тиман
Число семейств	37	41
Число родов	86	98
Число видов	240	276
Среднее число родов в одном семействе (р/с)	2.3	2.4
Среднее число видов в одном семействе (в/с)	6.5	6.7
Среднее число видов в одном роде (в/р)	2.8	2.8

Южного Тимана, меньшая дренированность водоразделов по сравнению со Средним Тиманом повлияли на увеличение числа более влаголюбивых видов сем. *Sphagnaceae*. Значительное участие в сложении бриофлоры проявляют виды сем. *Plagiotheciaceae* (на древесине) и сем. *Splachnaceae* (на органических остатках), встреченные в основном под пологом леса. Из-за малого распространения скальных обнажений бриофлора обеднена видами семейств *Ditrichaceae* и *Trichostomaceae*, что сказалось также на богатстве всей бриофлоры Южного Тимана.

Бриофлоры Среднего и Южного Тимана характеризуются высоким сходством систематической структуры семейств: коэффициент общности Жаккара (по: Шмидт, 1980) у семейств $K_j=0.90$, у родов $K_j=0.73$, видов $K_j=0.59$.

Географический анализ бриофлоры Южного Тимана проводился по общепринятой методике, предложенной А. С. Лазаренко (1956) и дополненной Р. Н. Шляковым (1961, 1976). На Южном и Среднем Тимане в бриофлорах преобладают виды бореального элемента (табл. 3) — 44.6, 41.7 %, так же как и у сосудистых (Лащенкова, Улле, 1985). Обладая широкой экологической амплитудой, виды бореального элемента распространены во всех типах местообитаний (*Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre* [1]). Виды, характерные для более северных широт и высокогорий, сохранились на Южном Тимане как реликты ледникового периода. Обнаружен один вид (*Polytrichum jensenii*) арктического элемента. Незначительно представлены виды гипоарктического элемента (3.3 %) *Meesia triquetra*, *Sphagnum aongstroemii*, которые встречаются

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства и роды листостебельных мхов в бриофлорах Тимана

Семейство	Южный Тиман			Средний Тиман			Род	Южный Тиман			Средний Тиман		
	а	б	в	а	б	в		а	б	в	а	б	в
Sphagnaceae	1	30	13	2—3	29	10	*Sphagnum*	1	30	13	1	29	11
Dicranaceae	2	27	11	2—3	29	10	*Dicranum*	2	16	7	2—3	15	5
Amblystegiaceae	3	24	10	1	31	11	*Brachythecium*	3	15	6	2—3	15	5
Brachytheciaceae	4	21	9	5	20	7	*Polytrichum*	4—5	9	4	6	9	3
Bryaceae	5	20	8	4	22	8	*Plagiomnium*	4—5	9	4	7—8	7	2
Mniaceae	6	19	8	6	18	6	*Pohlia*	8—9	7	3	9—10	6	2
Polytrichaceae	7	11	5	7—8	11	4	*Drepanocladus*	6—7	8	3	5	10	3
Plagiotheciaceae	8	9	4	11	6	2	*Bryum*	6—7	8	3	4	11	4
Hypnaceae	9	7	3	9	9	3	*Plagiothecium*	8—9	7	3		4	
Splachnaceae	10	6	2		5		*Campylium*		5	2		5	
Fontinalaceae		5			4		*Mnium*		5	2		5	
Ditrichaceae		4		10	7	2.5	*Hypnum*		5	2	7—8	7	2
Trichostomaceae		4		7—8	11	4	*Barbula*		1		9—10	6	2

Примечание. а — порядковый номер семейства, рода в ряду по убыванию числа видов в данной флоре; б — число видов в семействе и роде; в — процентное содержание видов данного семейства и рода во флоре.

---

[1] Авторы латинских названий мхов приводятся в табл. 4.

ТАБЛИЦА 3

Географические элементы листостебельных мхов Южного и Среднего Тимана

Элемент флоры	Южный Тиман		Средний Тиман	
	число видов	%	число видов	%
Арктический	1	0.4	3	1.1
Арктоальпийский	21	8.7	36	13.0
Гипоарктический	8	3.3	9	3.3
Гипоарктогорный	23	9.5	25	9.0
Бореальный	107	44.6	115	41.7
Горный	18	7.5	32	11.6
Неморальный	20	8.3	12	4.3
Аридный	1	0.4	1	0.4
Космополитные виды	4	1.7	5	1.8
Неопределенные и редкие	37	15.4	38	13.8
Всего	240		276	

на болотах. К видам гипоарктогорного элемента (9.5 %) относятся как часто встречающиеся виды (*Dicranum congestum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*), так и приуроченные к карбонатсодержащим почвам (*Timmia austriaca*, *T. megapolitana*). Виды горного элемента, характерные для гор умеренного пояса, встречаются в основном на обнажениях коренных пород, это *Campylium chrysophyllum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre* и в реках — *Fontinalis antipyretica*.

Бриофлора Южного Тимана по сравнению со Средним содержит значительно больше видов неморального элемента (8.3 %). Довольно часто встречается *Plagiomnium affine*, а на стволах деревьев в лесах появляются *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, не обнаруженные на Среднем Тимане. Группа космополитных видов, которые в последнее время относят к группе голарктических (Андреева и др., 1986), включает 4 вида (1.7 %): *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum caespiticium*.

Так как Тиман в пределах Коми АССР пережил одно оледенение (днепровское, см.: Лавров, 1977), то несомненно растительность не испытывала резких перерывов в своем развитии и происходили лишь перекомбинации группировок (Колесников, 1985; Непомилуева, Дурягина, 1985). В бриофлоре Среднего Тимана большее участие в сложении принимают виды северного реликтового флористического комплекса, а на Южном — южного. Основа обеих флор составлена зональными бореальными видами (табл. 3).

В долготном направлении в бриофлоре Южного Тимана, как и во всех известных бриофлорах Голарктики, преобладают виды циркумполярного распространения (74.1 %) по всем широтным элементам. Недостаточность сведений о распространении многих редко встречающихся видов затрудняет проведение анализа. Менее 10 % видов имеют евросибирско-американский (*Bryum pallens*), евразиатский (*Atrichum tenellum*, *Rhodobryum roseum*), европейский (*Plagiothecium succulentum*), азиатский (*Plagiomnium confertidens*) типы ареала.

Для эколого-ценотического анализа листостебельных мхов по типам местообитаний (Кильдюшевский, 1973) было изучено 300 локальных списков сообществ: лесных (157), кустарниковых зарослей (16), луговых (29), болотных (26), прибрежных и водных (29), скальных обнажений (9), вырубок, нарушенных незадернованных участков (31). Для каждого местообитания составлен общий видовой список (табл. 4).

Бóльшая часть Южного Тимана расположена в подзоне средней тайги (Юдин, 1954), где лесистость составляет 84 % (Атлас . . ., 1964). Преобладаю-

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов листостебельных мхов Южного Тимана в различных местообитаниях

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
Sphagnaceae								
Sphagnum angustifolium (Russ.) C. Jens.	+	+	—	+	+	—	—	—
S. aongstroemii Hartm.	+	—	—	+	—	—	—	—
S. balticum (Russ.) C. Jens.	+	—	+	+	—	+	—	+
S. centrale C. Jens.	+	—	—	+	—	+	—	—
S. compactum DC.	+	—	—	—	+	—	—	+
S. contortum K. F. Schultz	—	—	—	+	—	—	—	—
S. cuspidatum Hoffm.	+	—	—	+	+	+	—	—
S. fallax (Klinggr.) Klinggr.	+	—	—	+	—	+	—	—
S. fimbriatum Wils.	—	—	—	—	+	—	—	—
S. flexuosum Dozy et Molk.	+	—	+	+	—	—	—	—
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	+	—	—	+	—	—	—	—
S. girgensohnii Russ.	+	+	—	+	+	—	—	—
S. imbricatum Russ.	—	—	—	—	—	—	—	+
S. jensenii H. Lindb.	+	—	—	+	—	—	—	—
S. lindbergii Lindb.	+	—	—	—	—	—	—	—
S. magellanicum Brid.	+	+	+	+	—	—	—	+
S. majus (Russ.) C. Jens.	—	—	—	+	—	+	—	+
S. nemoreum Scop.	+	—	—	+	+	—	—	+
S. obtusum Warnst.	+	—	—	+	—	+	—	+
S. papillosum Lindb.	—	—	—	+	—	—	—	—
S. pulchrum (Braithw.) Warnst.	—	—	—	+	—	—	—	—
S. riparium Aongstr.	+	+	+	+	+	+	—	+
S. rubellum Wils.	—	—	—	+	—	—	—	—
S. russowii Warnst.	+	+	+	+	+	—	—	+
S. squarrosum Crome	+	+	+	+	+	+	—	+
S. subsecundum Ness	—	—	—	+	—	—	—	—
S. subtile (Russ.) Warnst.	+	—	—	—	—	—	—	—
S. teres (Schimp.) Aongstr.	+	—	+	—	—	—	—	+
S. warnstorfii Russ.	+	+	+	+	—	—	—	—
S. wulfianum Girg.	+	—	—	—	—	—	—	—
Tetraphidaceae								
Tetraphis pellucida Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichaceae								
Atrichum tenellum (Röhl.) B. et S.	—	+	—	—	+	—	—	+
Pogonatum urnigerum (Hedw.) Beauv.	+	+	—	—	+	—	—	+
Polytrichum alpinum Hedw.	+	—	+	—	+	—	—	—
P. commune Hedw.	+	+	+	+	+	—	+	+
P. decipiens Limpr.	—	—	+	—	—	—	—	—
P. gracile Dicks.	+	+	—	—	+	—	—	—
P. jensenii I. Hag.	—	—	+	—	—	—	—	—
P. juniperinum Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+
P. piliferum Hedw.	+	—	+	—	+	—	—	+
P. strictum Brid.	+	+	—	+	+	—	—	—
P. swartzii Hartm.	—	—	—	+	—	+	—	—
Buxbaumiaceae								
Buxbaumia aphylla Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
Schistostegaceae								
Schistostega pennata (Hedw.) Web. et Mohr	+	—	—	—	—	—	—	—

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
Ditrichaceae								
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	—	—	—	—	—	—	+	—
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.	+	—	—	—	+	—	—	—
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	—	+	—	+	+	—	+
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.	—	—	—	—	—	—	+	—
Dicranaceae								
Anisothecium grevilleanum (Brid.) Broth.	—	—	—	—	—	—	—	+
A. rigidulum (Hedw.) C. Jens.	—	—	—	—	—	—	—	+
Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.	+	—	—	—	—	—	+	+
D. heteromalla (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	+
D. subulata (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	+
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	+	—
Oncophorus virens (Hedw.) Brid.	+	—	—	—	—	—	—	—
O. wahlenbergii Brid.	+	—	—	—	—	+	—	—
Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske	+	—	—	—	—	—	—	—
O. flagellare (Hedw.) Loeske	+	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arn.) C. Jens.	+	—	—	—	—	—	—	+
D. affine Funck	+	—	—	+	—	—	—	—
D. angustum Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	+
D. bonjeanii De Not.	+	—	+	—	—	+	—	—
D. brevifolium Lindb.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. congestum Brid.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. elongatum Schwaegr.	—	—	—	+	—	—	—	—
D. fragilifolium Lindb.	+	—	—	—	+	—	—	—
D. fuscescens Turn.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. majus Turn.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. muelenbeckii B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. polysetum Sw.	+	—	—	+	—	—	—	—
D. scoparium Hedw.	+	—	+	—	+	—	—	—
D. spadiceum Zett.	—	—	—	—	+	—	—	—
D. spurium Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. viride (Sull. et Lesq.) Lindb.	+	—	—	—	—	—	—	—
Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske	—	—	—	—	—	—	+	—
Fissidentaceae								
Fissidens adianthoides Hedw.	+	+	—	—	+	—	—	—
F. bryoides Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
F. marginatulus Meln.	+	+	—	—	—	—	—	—
F. osmundoides Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
Encalyptaceae								
Encalypta rhaptocarpa Schwaegr.	—	—	—	—	—	—	+	—
E. streptocarpa Hedw.	—	—	—	—	—	—	+	—
Pottiaceae								
Tortula norvegica (Web.) Lindb.	—	—	+	—	—	—	—	—
T. ruralis (Hedw.) Crome	—	—	+	—	—	—	+	—
Trichostomaceae								
Gymnostomum aeruginosum Sm.	+	—	—	—	—	—	—	+
Barbula reflexa (Brid.) Brid.	—	—	—	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
Streblotrichum convolutum (Hedw.) P. Beauv.	—	—	—	—	—	—	+	—
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	—	—	—	—	—	—	+	—
Grimmiaceae								
Schistidium alpicola (Hedw.) Limpr.	—	—	—	—	—	—	+	—
S. apocarpum (Hedw.) B. S. G.	—	—	—	—	—	—	+	—
Funariaceae								
Funaria hygrometrica Hedw.	+	—	+	—	+	—	—	+
F. microstoma Bruch ex Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	+
Splachnaceae								
Tayloria tenuis (With.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	+
Tetraplodon angustatus (Hedw.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
T. mnioides (Hedw.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
Splachnum luteum Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
S. ovatum Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
S. rubrum Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	+
Bryaceae								
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	+	—	+	—	+	—	—	+
Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.	+	—	—	—	+	—	+	+
P. drummondii (C. Müll.) Andr.	—	—	—	—	—	—	—	+
P. longicollis (Hedw.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	+	—
P. nutans (Hedw.) Lindb.	+	—	—	+	+	—	—	+
P. obtusifolia (Brid.) L. Koch	+	—	—	—	—	—	—	—
P. proligera (Kindb.) H. Arn.	—	—	—	—	—	—	—	+
P. sphagnicola (B. S. G.) Broth.	+	—	—	—	—	—	—	—
Mniobryum delicatulum (Hedw.) Dix.	—	—	—	—	—	—	—	+
M. pulchellum (Hedw.) Loeske	—	—	—	—	—	—	—	+
M. wahlenbergii (Web. et Mohr) Jenn.	+	+	+	+	+	—	—	—
Bryum arcticum (R. Brown) B. S. G.	—	—	—	—	—	—	+	—
B. caespiticium Hedw.	—	—	+	—	—	—	—	—
B. capillare Hedw.	—	—	—	—	—	+	—	—
B. creberrimum Tayl.	—	—	—	—	—	—	+	—
B. pallens Sw.	—	—	—	—	+	—	—	—
B. pallescens Schwaegr.	—	—	+	—	—	—	—	+
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaerth.	+	+	+	+	+	+	—	—
B. weigelii Spreng.	+	—	+	—	+	+	—	—
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.	+	—	+	—	+	—	—	—
Mniaceae								
Mnium ambiguum H. Müll.	+	+	—	—	—	—	—	—
M. marginatum (With.) P. Beauv.	+	—	—	—	—	—	+	—
M. spinosum (Voit.) Schwaegr.	+	—	+	—	—	—	—	—
M. spinulosum B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
M. stellare Hedw.	+	+	+	—	+	—	+	—
Rhizomnium magnifolium (Horik.) T. Kop.	+	+	—	—	+	—	—	—
R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.	+	+	+	+	+	—	—	+
R. punctatum (Hedw.) T. Kop.	+	+	+	—	+	—	—	—
Cyrtomnium hymephylloides (Hüb.) T. Kop.	—	—	—	—	—	—	+	—
Plagiomnium affine (Funck) T. Kop.	+	+	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
P. confertidens (Lindb. et Arn.) T. Kop.	+	—	—	—	—	—	—	—
P. curvatulum (Lindb.) T. Kop.	+	—	—	+	—	+	—	—
P. cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	+	—	+	—	+	—	—	—
P. drummondii (Bruch et Schimp.) T. Kop.	+	—	+	—	—	—	—	—
P. ellipticum (Brid.) T. Kop.	+	—	+	+	+	+	—	—
P. medium (B. S. G.) T. Kop.	—	—	—	—	—	—	+	—
P. rostratum (Schrad.) T. Kop.	+	+	—	—	—	—	—	—
P. seligeri (Jur.) T. Kop.	+	—	—	—	—	—	—	—
Pseudobryum cinclidioides (Hüb.) T. Kop.	+	+	+	+	+	+	—	—
Aulacomniaceae								
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	+	—	+	+	+	+	—	+
Meesiaceae								
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	+	—	+	+	—	—	—	—
Meesia triquetra (Richter) Aongstr.	—	—	+	+	—	—	—	—
Bartramiaceae								
Philonotis caespitosa Jur.	—	—	—	—	+	—	—	—
P. fontana (Hedw.) Brid.	—	—	—	+	—	+	—	—
P. marchica (Hedw.) Brid.	—	—	+	—	—	—	—	—
P. tomentella Mol.	—	—	—	—	—	—	+	—
Timmiaceae								
Timmia austriaca Hedw.	+	—	—	—	+	—	+	—
T. bavarica Hessl.	+	—	—	—	—	—	+	—
T. megapolitana Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
T. norvegica Zett.	—	—	—	—	—	—	+	—
Orthotrichaceae								
Orthotrichum anomalum Hedw.	—	—	—	—	—	—	+	—
O. speciosum Nees	+	+	+	—	—	—	—	—
Stroemia obtusifolia (Brid.) I. Hag.	+	—	—	—	—	—	—	—
Fontinalaceae								
Dichelyma falcatum (Hedw.) Myr.	—	+	+	—	+	+	—	—
Fontinalis antipyretica Hedw.	—	—	—	—	+	+	—	—
F. dalecarlica B. S. G.	—	—	—	—	+	—	—	—
F. gothica Card. et H. Arn.	—	—	—	—	—	+	—	—
F. hypnoides Hartm.	—	—	—	—	—	+	—	—
Climaciaceae								
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	+	+	+	—	+	+	—	—
Hedwigiaceae								
Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv.	—	—	—	—	—	—	+	—
Neckeraceae								
Neckera pennata Hedw.	+	—	—	—	—	—	—	—
Homalia trichomanoides (Hedw.) Brid.	+	—	—	—	—	—	—	—
Theliaceae								
Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G.	—	—	—	—	—	—	+	—

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
Fabroniaceae								
Myrinia pulvinata (Wahlenb.) Schimp.	+	+	—	+	—	—	—	—
Leskeaceae								
Leskea polycarpa Hedw.	—	—	—	—	—	—	+	—
Leskeella nervosa (Brid.) Loeske	+	—	—	—	—	—	+	—
Pseudoleskeella catenulata (Schrad.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	+	—
Thuidiaceae								
Anomodon longifolius (Brid.) Hartm.	—	—	—	—	—	—	+	—
A. viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl.	—	—	—	—	—	—	+	—
Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch	—	—	+	—	+	—	+	—
Thuidium recognitum (Hedw.) Lindb.	+	+	+	—	—	—	—	—
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.	+	—	—	+	—	+	—	—
Cratoneuraceae								
Cratoneuron commutatum (Hedw.) G. Roth	+	—	+	—	—	—	—	—
C. decipiens (De Not.) Loeske	+	—	—	+	—	—	—	—
C. filicinum (Hedw.) Spruce	+	—	—	+	+	—	—	—
Amblystegiaceae								
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	—	—	—	—	—	—	+	—
C. polygamum (B. S. G.) C. Jens.	—	—	—	+	+	+	+	—
C. protensum (Brid.) Kindb.	+	—	—	—	—	—	—	—
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange	+	+	—	—	+	—	—	—
C. stellatum (Hedw.) C. Jens.	+	—	—	—	—	—	—	—
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	+	—	—	—	+	+	—	—
Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	—	+	—	—	—
Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum	+	—	—	—	—	—	+	—
P. subtilis (Hedw.) Crum	—	+	—	—	+	—	+	—
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	+	+	+	+	+	—	—	—
D. exannulatus (B. S. G.) Warnst.	+	+	+	+	+	+	—	—
D. fluitans (Hedw.) Warnst.	+	+	—	+	+	+	+	—
D. intermedius (Lindb.) Warnst.	+	+	—	+	—	—	—	—
D. lapponicus (Norrl.) Z. Smirn.	+	—	—	—	—	—	—	—
D. sendtneri (H. Müll.) Warnst.	—	—	—	—	+	—	—	—
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	+	+	+	+	+	+	—	+
D. vernicosus (Mitt.) Warnst.	+	—	+	+	—	—	—	—
Hygrohypnum ochraceum (Wils.) Loeske	—	—	—	—	+	+	—	—
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr.	—	—	—	+	—	—	—	—
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	+	+	+	+	+	+	+	+
C. giganteum (Schimp.) Kindb.	+	+	+	+	+	+	—	+
C. richardsonii (Mitt.) Kindb.	+	—	—	—	+	—	—	—
C. stramineum (Brid.) Kindb.	+	+	—	+	—	+	—	+
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	—	—	+	—	—	—	—	—
Brachytheciaceae								
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	—	—	—	—
Brachythecium albicans (Hedw.) B. S. G.	—	—	+	—	—	—	+	—
B. campestre (Bruch) B. S. G.	+	—	+	—	+	—	+	—
B. curtum (Lindb.) C. Jens.	+	—	—	—	—	—	—	—
B. erythrorrizon B. S. G.	+	—	—	—	+	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Семейство, вид	Леса	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Скальные обнажения	Нарушенные участки
B. latifolium Kindb.	+	—	+	—	+	—	—	—
B. glareosum (Spruce) B. S. G.	+	—	—	—	+	—	—	—
B. mildeanum (Schimp.) Schimp.	+	—	+	+	+	+	—	—
B. plumosum (Hedw.) B. S. G.	+	—	+	—	—	—	—	—
B. populeum (Hedw.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
B. reflexum (Starke) B. S. G.	+	—	+	—	—	—	—	—
B. rivulare B. S. G.	+	—	+	—	+	—	—	—
B. rutabulum (Hedw.) B. S. G.	—	+	+	—	—	—	—	—
B. salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G.	+	+	+	—	+	—	—	+
B. starkei (Brid.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
B. velutinum (Hedw.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	+
Cirriphyllum cirrosum (Schwaegr.) Grout	—	—	—	—	—	—	+	—
C. piliferum (Hedw.) Grout	+	+	+	—	—	—	—	—
C. vaucheri Loeske et Fleisch.	—	—	+	—	—	—	—	—
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	+	—	—	—	—	—	+	—
E. praelongum (Hedw.) B. S. G.	+	—	—	—	—	—	—	—
Entodontaceae								
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	+	—	+	+	+	—	—	—
Plagiotheciaceae								
Isopterygium pulchellum (Hedw.) Jaeg.	+	+	—	—	—	—	—	—
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.	+	—	—	—	+	—	—	—
P. curvifolium Limpr.	+	—	+	—	+	—	—	—
P. denticulatum (Hedw.) B. S. G.	+	+	+	—	—	—	—	—
P. laetum B. S. G.	+	—	+	—	—	—	—	—
P. sylvaticum (Brid.) B. S. G.	+	+	—	—	—	—	—	—
P. succulentum (Wils.) Lindb.	+	—	—	—	—	—	—	—
P. ruthei Limpr.	+	—	—	—	—	—	—	—
Herzogiella turfacea (Lindb.) Iwats.	+	—	—	—	—	—	—	—
Hypnaceae								
Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp.	+	+	—	—	+	—	+	—
Hypnum fastigiatum Brid.	—	—	—	—	—	—	+	—
H. hamulosum B. S. G.	+	—	—	—	—	—	+	—
H. lindbergii Mitt.	+	—	+	+	+	+	+	+
H. recurvatum (Lindb. et H. Arn.) Kindb	—	—	—	—	—	—	+	—
H. pratense (Rabenh.) Hartm.	+	—	—	—	—	—	—	—
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	+	—	—	+	—	—	—	—
Rhytidiaceae								
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	+	—
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.	+	—	+	—	—	+	—	—
R. calvescens (Kindb.) Broth.	+	—	+	—	+	—	—	—
R. triquetrus (Hedw.) Warnst.	+	—	+	—	+	—	—	—
Hylocomiaceae								
Hylocomium pyrenaicum (Spruce) Lindb.	—	—	—	—	+	—	—	—
H. splendens (Hedw.) B. S. G.	+	—	+	—	—	—	+	—

Примечание. Семейства и роды расположены по системе, принятой в определителях (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Мельничук, 1970). Некоторые номенклатурные уточнения сделаны по списку мхов Европы и Азорских островов (Corley et al., 1981).

щей лесной формацией являются еловые леса. Сосновые и березовые леса занимают менее 50 %. В долинах рек встречается единично лиственница. На склонах распространены темнохвойные леса из пихты и ели, местами доминирует пихта. Кедр сибирский по своей северо-западной границе распространения встречается как примесь в еловых и сосновых лесах.

В лесах собрано 159 видов листостебельных мхов, относящихся к 30 семействам, 58 родам, — более чем 66 % от всех встреченных на изученной территории видов. По числу видов первые места принадлежат семействам *Sphagnaceae* (22), *Dicranaceae* (18), *Amblystegiaceae* (17), *Brachytheciaceae* (17), родам *Sphagnum* (22), *Dicranum* (13), *Brachythecium* (13). Только под пологом леса на Южном Тимане распространены виды из родов *Tetraphis*, *Buxbaumia*, *Schistostega*, *Orthodicranum*, *Tetraplodon*, *Neckera*, *Homalia*.

По видовому составу еловые леса наиболее богаты листостебельными мхами, в них собрано 118 видов, в сосняках — 69, березняках — 63, смешанных лесах — 95. Во всех типах лесов можно встретить в напочвенном покрове виды *Pleurozium schreberi*, виды рода *Sphagnum*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum muehlenbeckii*, *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Polytrichum strictum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*; на стволах деревьев — *Drepanocladus uncinatus*, в мочажинах с водой — *Drepanocladus fluitans*, на гнилой древесине — *Tetraphis pellucida*.

Для выявления проективного покрытия мохового покрова в окрестностях Югыдтыдора было заложено 360 учетных площадок размером 20×20 см в 18 различных типах еловых лесов. Выбор пробных площадей (10×20 м) производили методом случайного отбора совместно с Н. А. Рыжовой. Площадки закладывали по методу А. А. Любищева (1958). Наибольшее покрытие принадлежит доминантам *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* (1—57 и 10—36 % соответственно). Субдоминантом в еловых лесах является *Ptilium crista-castrensis* (покрытие от 2 до 24 %).

Сосновые леса на подзолистых песчаных почвах (сосняки лишайниковые) отличаются бедностью видового состава травянисто-мохового яруса: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. Переувлажненные сосновые леса наиболее богаты видами сем. *Sphagnaceae* (17 видов). В лесах с преобладанием березы больше всего отмечено видов сем. *Mniaceae*. Обилие в лесах различных экотопов — основания и стволы живых деревьев, гниющие стволы и пни, корни упавших деревьев, обнаженные пятна незадернованной почвы, образованные упавшими стволами, тропы, камни, ямы с водой, а также огромные площади, занятые лесами, объясняют преобладающее число видов мохообразных лесных местообитаний.

На Южном Тимане, как и на Среднем, по берегам рек и ручьев располагаются кустарниковые заросли, которые состоят из крупных кустов *Salix viminalis* L. и *S. phylicifolia* L., а в низовьях Нема — *S. acutifolia* Willd. (Колесников, 1985). Обычны примесь *Padus avium* Mill., *Alnus incana* (L.) Moench с осоково-злаковым разнотравным покровом либо густые заросли *Rosa acicularis* Lindl., *R. majalis* Herrm., *Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark., *R. nigrum* L., *Lonicera pallasii* Ledeb., *Swida alba* (L.) Opiz с разнотравьем. Всего в кустарниках собрано 50 видов листостебельных мхов, относящихся к 15 семействам, 28 родам. Широко распространены виды семейств *Amblystegiaceae* (11 видов), *Mniaceae* (8), *Sphagnaceae*, *Polytrichaceae* (7 и 6 видов). Из родов обычны *Drepanocladus* (5 видов), *Sphagnum* (7), *Polytrichum* (4). На почве отдельными куртинами почти повсюду можно встретить *Climacium dendroides*, *Plagiomnium ellipticum*, на кустах и почве — *Drepanocladus uncinatus*, виды сем. *Plagiotheciaceae*.

Южный Тиман более освоен человеком по сравнению со Средним Тиманом. Пойменные луга по рекам Воль и Нем издавна выкашиваются. Еще большее влияние на флористический состав лугов оказывает ежегодное половодье.

По опушкам лесов и на высоких прирусловых валах встречаются луга суходольного типа. Всего на луговых участках собрано 72 вида листостебельных мхов, относящихся к 22 семействам, 35 родам. Наиболее многочисленные семейства — *Brachytheciaceae* (12 видов) с родом *Brachythecium* (9 видов), *Mniaceae* (8), *Sphagnaceae* (8), *Amblystegiaceae* (8 видов). Широко распространены на лугах *Plagiomnium ellipticum*, *Rhodobryum roseum*. Только на лугах обнаружены *Tortula norvegica*, *Bryum caespiticium*, *Philonotis marchica*.

В поймах рек, по окраинам пойменных озер-стариц развиты низинные болота. В понижениях рельефа на месте озер или водотоков возникали верховые и переходные сфагновые болота (Колесников, 1985). Всего на болотах собран 61 вид листостебельных мхов из 15 семейств, 25 родов. Как по числу видов, так и по приуроченности к болотам выделяются виды сем. *Sphagnaceae* (23 вида). *Sphagnum rubellum*, *S. pulchrum*, а также *Dicranum elongatum* обнаружены только на болотах. Кочки образованы *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, на ровных местах встречаются *S. jensenii*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, а по краю болот — *Meesia triquetra*, *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*.

Слабозадернованные береговые склоны заселяются в основном мохообразными. Всего по берегам рек и ручьев собрано 77 видов листостебельных мхов, относящихся к 22 семействам, 40 родам. По числу видов наиболее распространенными семействами являются *Amblystegiaceae* (14), *Sphagnaceae* (9), *Polytrichaceae*, *Bryaceae* (по 8), *Mniaceae* (7). Виды родов *Sphagnum* (9) и *Polytrichum* (6) наиболее влаголюбивые, поселяются на переувлажненных участках.

В воде рек Воль, Нем и многочисленных ручьев было собрано 38 листостебельных мхов, относящихся к 15 семействам, 22 родам. Здесь встречаются виды семейств *Amblystegiaceae* (9), *Sphagnaceae* (8), *Fontinalaceae* (4) с родом *Fontinalis*. Самым распространенным водным мхом, как и на Среднем Тимане, является *Fontinalis antipyretica*.

В пределах Южного Тимана мы обследовали скальные обнажения, представленные выходами известняковых пород в окр. дер. Югыдтыдор по ручью Буркем, в дер. Краснояр на р. Нем и в Ухте. Всего на известняках было собрано 53 вида листостебельных мхов, относящихся к 21 семейству, 38 родам. Наиболее часто встречались виды из семейств *Amblystegiaceae* (6), *Hypnaceae* (5), *Bryaceae*, *Brachytheciaceae* (по 4 вида). Только на скальных обнажениях (в основном известняковых выходах) обнаружены *Encalypta streptocarpa*, *E. rhaptocarpa*, *Rhytidium rugosum* и др.

Пионерами задернения нарушенных, лишенных дернины участков являются мохообразные. На первых стадиях зарастания поселяются виды из сем. *Polytrichaceae* — *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum piliferum* и виды рода *Dicranella*. Всего на нарушенных участках встречено 45 видов листостебельных мхов из 13 семейств и 21 рода. Наибольшее число видов содержат семейства *Sphagnaceae* (11), *Bryaceae* (8) и *Dicranaceae* (7). Из родов выделяются *Sphagnum* (11), *Pohlia* (4), *Dicranella*, *Polytrichum* (по 3 вида). Только на нарушенных незадернованных участках собраны *Anisothecium grevilleanum*, *Dicranella heteromalla*, *D. subulata*, *Mniobryum delicatulum* и др.

Своеобразие различных местообитаний прослеживается по числу видов ведущих семейств и родов листостебельных мхов (табл. 5). Ведущее на Южном Тимане сем. *Sphagnaceae* выходит на первое место в целом по лесам и на болотах. Второе место занимает в лесах сем. *Dicranaceae* с родами *Dicranum* и *Orthodicranum*, оно же находится на третьем месте в нарушенных местообитаниях, но с родом *Dicranella*. Сем. *Amblystegiaceae* первое место занимает в кустарниковых зарослях, по берегам, в водоемах с родами *Drepanocladus*, *Calliergon*, а на обнажениях — с родами *Campylium*, *Platydictya*. На лугах чаще других встречены виды сем. *Brachytheciaceae*, которые хорошо переносят временное затенение. Сем. *Bryaceae* тяготеет к открытым местообитаниям — на нарушенных участках занимает второе место, на берегах разделяет 2—3-е места, на обнажениях —

ТАБЛИЦА 5

Число видов листостебельных мхов в различных местообитаниях на Южном Тимане

Семейство	Лес				Всего видов	Кустарниковые заросли	Луга	Болота	Берега	Водоемы	Обнажения	Нарушенные участки
	еловый	сосновый	березовый	смешанный								
Sphagnaceae	15	17	10	15	22	7	8	23	6	8	—	11
Polytrichaceae	6	4	3	6	7	6	6	4	8	2	2	4
Dicranaceae	14	10	7	12	18	—	2	3	3	2	3	7
Bryaceae	7	5	4	4	9	2	7	3	8	3	4	8
Mniaceae	12	3	5	13	17	8	8	4	7	3	4	1
Leskeaceae	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	3	—
Amblystegiaceae	15	8	9	8	17	11	8	11	14	9	6	4
Brachytheciaceae	10	5	9	12	17	4	12	2	7	1	4	2
Plagiotheciaceae	8	1	4	5	9	3	3	—	2	—	—	—
Hypnaceae	4	2	2	4	5	1	1	2	2	1	5	1

3—5-е. Важное значение в сложении бриофлоры скальных обнажений имеют виды сем. *Hypnaceae*, стоящие на втором месте. Только на обнажениях встречены виды семейств *Encalyptaceae*, *Grimmiaceae*, *Hedwigiaceae*, *Theliaceae*.

Наборы видов, присущих для каждой группы местообитаний, различны (табл. 4). Наиболее оригинальна флора листостебельных мхов Южного Тимана на скальных обнажениях, так как свыше 56 % видов встречено только на известняках.

Проведенный эколого-ценотический анализ показал, что в составе бриофлоры Южного Тимана ведущая роль принадлежит лесным мхам (159 видов) при значительном участии мохообразных береговых участков (77 видов) и лугов (72), что соответствует природным особенностям изученного района.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Е. Н., *Вильде Р. О.*, *Чернядьева И. В.* Листостебельные мхи. — В кн.: Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986, с. 91—123. — *Атлас* Коми АССР. М.: ГУГК, 1964. 112 с. — *Железнова Г. В.* Флора мохообразных Среднего Тимана. Сыктывкар, 1985. 125 с. Деп. в ВИНИТИ, № 7737-В-85. — *Кильдюшевский И. Д.* Об унификации обозначений условий местообитания при сборах мохообразных. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 2, с. 225—230. — *Колесников Б. П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука, 1985. 215 с. — *Лавров А. С.* Кольско-Мезенский ледниковый поток. — В кн.: Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М.: Наука, 1977, с. 83—89. — *Лазаренко А. С.* Основні засади класифікаціі ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 1956, т. 13, № 1, с. 31—40. — *Лащенкова А. Н.*, *Улле З. Г.* К флористической характеристике бассейнов рек Белая Кедва и Воль. — В кн.: Структура и видовой состав растительных сообществ европейского Севера СССР. Сыктывкар, 1985, с. 30—42. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 72). — *Любищев А. А.* К методике количественного учета и районирования насекомых. Фрунзе, 1958. 232 с. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов Средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 1970. 442 с. — *Непомилуева Н. И.*, *Дурягина Д. А.* Пространственная и временная изменчивость темнохвойных лесов Южного Тимана. — В кн.: Структура и видовой состав растительных сообществ европейского Севера СССР. Сыктывкар, 1985, с. 5—18. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 72). — *Разницын В. А.* Геологическое строение зоны сочленения Среднего и Южного Тимана в бассейнах рек Выми, Кедвы, Нерицы. — В кн.: Тектоника и древние толщи Тимана и Приполярного Урала. Сыктывкар, 1968, с. 3—26. (Тр. ин-та геол., вып. 8). — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 824 с. — *Шляков Р. Н.* Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1961. 252 с. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Антоцеротовые, печеночники: Гапломитриевые-Мецгериевые. Л.: Наука, 1976. 92 с. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с. — *Юдин Ю. П.* Геоботаническое районирование. — В кн.: Производительные силы Коми АССР. Растительный мир. Т. 3, ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 323—369. — *Corley M. F. V., Crundwell A. C., Düll R., Hill M. O., Smith A. J. E.* Mosses of Europe and the Azores: an annotated list of species, with synonyms from recent literature. — J. Bryology, 1981, N 11, p. 609—689. — *Zickendrath E.* Beiträge zur Kenntniss der Moosflora Russlands. II. — Bul. Soc. Natur. Moscou, Nouv. Sér., 1900, t. 14, N 3, p. 241—366.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 26 I 1987.

УДК 582.738 (47)

Бот. журн., т. 73, № 9

Г. Е. Сафонов

ИССЛЕДОВАНИЕ *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (*POACEAE*) С НИЖНЕЙ ВОЛГИ

G. E. SAFONOV. THE INVESTIGATION OF *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (*POACEAE*) OF THE REACH OF VOLGA

Изложены результаты исследования редкого растения цингерии Биберштейна *Zingeria biebersteiniana* с Нижней Волги. Выяснены географическое распространение, особенности экологии, биология, фитоценология, приуроченность к рельефу; изучен полный цикл развития. Наблюдения показали, что в результате хозяйственной деятельности человека нижневолжский ареал растения катастрофически сокращается. Даются рекомендации по охране этого вида.

Род *Zingeria* P. Smirn. из сем. *Poaceae* получил название в честь русского ботаника В. Я. Цингера. Он включает всего лишь 5 видов, распространенных в Передней Азии, Закавказье и Восточной Европе (на Нижней Волге и в Восточной Румынии). Три вида произрастают на территории нашей страны: *Z. kochii* (Mez) Tzvel., *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn., *Z. biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. (Цвелев, 1976).

Из видов рода *Zingeria* наибольший интерес представляет цингерия Биберштейна *Zingeria biebersteiniana*. В середине прошлого века, когда активизировалась работа ботаников по проведению инвентаризации флоры различных территорий нашей страны, она была собрана А. Беккером в окр. пос. Сарепты, ныне г. Красноармейск Волгоградской обл. Несколько позже этот вид был упомянут Ф. Биберштейном под ошибочным названием *Agrostis capillaris*, с которым рассматриваемый вид имел некоторое морфологическое сходство. В 1852 г. это растение было описано как *Agrostis biebersteiniana* Claus. В 1946 г. П. А. Смирнов перенес данное растение в выделенный им новый род — *Zingeria* P. Smirn.

Zingeria biebersteiniana — чрезвычайно редкий, занесенный в Красную книгу СССР вид (1975, 1978, 1984). В литературных источниках он приводится для восточной части бассейна Нижнего Дона, правобережья Нижней Волги, Крыма и окр. Кисловодска (Цвелев, 1976). Однако достоверных экземпляров из Крыма и Предкавказья пока не имеется. В Гербарии Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (БИН) хранится только 1 экземпляр из Крыма, сомнительного происхождения. В региональных изданиях «Флора Северного Кавказа» (Галушко, 1978) и «Дикорастущие злаки Северного Кавказа» (Середин, 1966) *Z. biebersteiniana* приводится только по давним неподтвержденным указаниям. Не исключено, что это растение встречалось здесь когда-то чаще, но под действием антропогенных факторов или неблагоприятных

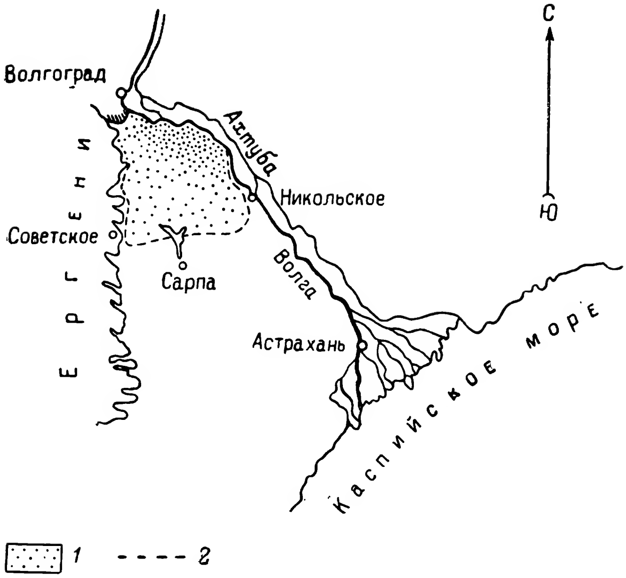


Рис. 1. Нижневолжский участок ареала *Zingeria biebersteiniana*.
1 — *Zingeria biebersteiniana* (нижневолжский ареал), *2* — границы ареала.

экологических условий в настоящее время уже вымерло или сохранилось лишь в труднодоступных местах.

Даже на Нижней Волге *Z. biebersteiniana* собиралась очень редко. До 70-х годов в Гербарии БИНа хранились сборы лишь двух коллекторов. Одним из них был Беккер, собравший этот вид в окрестностях бывшего пос. Сарепты, вторым — П. Л. Горбов, приславший материал по этому виду (несколько соцветий) из окр. с. Быкова Астраханской губ.

На протяжении длительного времени (1965—1980 гг.) мы проводили наблюдения за ростом и развитием *Z. biebersteiniana*, находящейся в Черноярском р-не Астраханской обл. близ поселков Ушаковка, Солодники, Каменный Яр и в Светлоярском р-не Волгоградской обл. в природной обстановке. Кроме того, более 15 лет нами культивировалось это растение на небольшом участке Астраханского государственного педагогического института. В результате выявлены особенности его экологии, биологии, фитоценологии, а также географическое распространение в низовьях Волги.

Как показали наши маршрутные исследования, нижневолжский ареал *Z. biebersteiniana* охватывает северную часть Сарпинской равнины, расположенной в 30 км к югу от г. Волгограда (рис. 1). С севера данный район ограничен восточным отрезком Волго-Донского канала им. В. И. Ленина вблизи г. Красноармейска Волгоградской обл., с запада — восточными склонами возвышенности Ергени, с востока — поймой р. Волги. Южная граница проходит несколько южнее с. Никольского Астраханской обл., пересекает оз. Сарпа в западном направлении до с. Советского Калмыцкой АССР. Общая площадь ареала по нашим предварительным подсчетам составляет около 20 тыс. км ^{2}. Однако если учесть, что *Z. biebersteiniana* приурочена к западинам, встречающимся разбросанно по указанной территории, то ее чистые заросли составляют незначительную площадь. Заметим, что растение в отдельных случаях находилось нами несколько южнее и западнее указанного района, но такие находки мы считаем результатом случайного заноса.

На всей площади распространения вид встречается в неодинаковом количестве. Центр обилия смещается к востоку вышеуказанной территории. Наибольшая плотность его отмечена вблизи поселков Ушаковка, Солодники, Каменный Яр Астраханской обл., а также около поселков Райгород и Светлый Яр Волгоградской обл. По мере продвижения в стороны от центра обилия растение встречается все реже и наконец исчезает.

Ограниченность ареала, по всей вероятности, объясняется тем, что *Z. biebersteiniana* приспособилась к очень узким экологическим условиям. Она растет на первичных морских аккумулятивных равнинах с недренированным поверхностным слоем, лишенным или почти лишенным стока. Годовое количество осадков здесь равно 200 мм, бóльшая часть которых выпадает осенью в виде дождя. На равнинном рельефе все осадки стекают в западины и другие отрицательные формы рельефа, где и остаются. Это способствует формированию своеобразных экотопов с присущими только для них природными условиями.

Основными местообитаниями *Z. biebersteiniana* являются западины, расположенные среди пустынных степей, которые представляют собой замкнутые округлые или овальные формы рельефа. Глубина их варьирует в пределах 0.5—2 м, в редких случаях больше, диаметр — 25—50 м. Днище западин плоское, постепенно переходящее в пологие склоны. Нередко западины соединяются между собой седловинами или происходит слияние двух западин, и тогда размеры их увеличиваются. В большинстве случаев они представляют собой еле уловимые на глаз понижения (Карандеева, 1958), в которых формируются фитоценозы *Z. biebersteiniana*.

Указания о произрастании растения по лугам, берегам водоемов и др. (Рожевиц, 1928; Маевский, 1964; Красная книга СССР, 1984, и др.) мы считаем несостоятельными. Ряд опытов, проведенных нами в естественной обстановке, показал, что данный вид не обладает конкурентной способностью с луговыми растениями, особенно дерновинными злаками, в фитоценозах которых исторически сложились определенные соподчиненные взаимоотношения. Кроме того, семена его после усыхания вегетативных органов требуют определенных условий для доразвития зародыша (сухость, повышенные температуры и др.), а в луговых сообществах подобные условия отсутствуют.

Общеизвестно, что почвы Прикаспийской низменности, недавно освободившейся от вод соленого Хвалынского моря, имеют высокую концентрацию легкорастворимых солей Na, Mg, Ca и др. В опытах, проведенных в природной обстановке и лаборатории, было показано, что *Z. biebersteiniana* не может расти в подобных условиях; семена теряют всхожесть, молодые растения постепенно гибнут.

Выяснено, что в западинах происходит естественный процесс рассоления почв. Даже небольшие неровности рельефа вызывают неравномерное увлажнение различных участков. В понижениях, на более влажных местах интенсивно развивается растительность, которая корневой системой глубоко пронизывает почву, увеличивая тем самым водопроницаемую способность субстрата. Почвы в этих местах начинают проявлять признаки рассоления. По ходам, проделанным корнями растений, легкорастворимые соли уносятся вглубь. Кальций, находящийся в почве в составе гипса, вытесняет из поглощающего комплекса натрий и способствует образованию темноцветных почв, близких к луговым (Большаков, 1950). Такие почвы создают прекрасные эдафические условия для вегетации цингерии Биберштейна.

В естественных условиях *Z. biebersteiniana* образует, как правило, одноярусные, монодоминантные растительные сообщества. При нормальных условиях проективное покрытие составляет 95—100 % с числовым обилием свыше 700 экз. на 1 м^2, что зависит от способа распространения семян, а также быстрого роста побегов в весенний период, которые заглушают остальные виды. Из со-

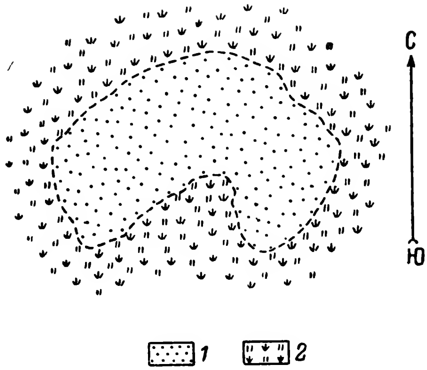


Рис. 2. Схема расположения *Zingeria biebersteiniana* в западинах до 50 см глубиной.

1 — *Zingeria biebersteiniana*; 2 — *Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora* и другие пустынные растения.

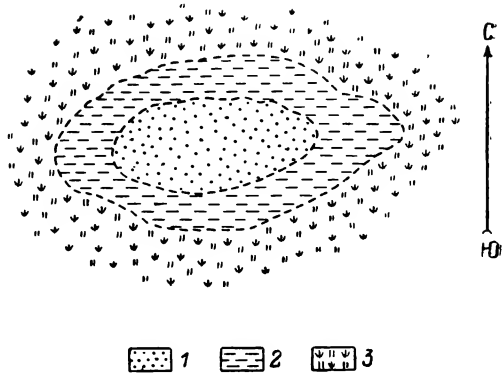


Рис. 3. Схема расположения *Zingeria biebersteiniana* в западинах до 1 м глубиной.

1 — *Zingeria biebersteiniana*; 2 — *Tanacetum achilleifolium*, *Elytrigia repens* и другие степные растения; 3 — *Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora* и другие пустынные растения.

путствующих растений иногда встречаются *Elytrigia repens*,[1] *Bromopsis inermis*, *Rorippa brachycarpa*, *Ranunculus sceleratus*, *Lotus angustissimus*, *Myosurus minimus*, *Inula britannica*, *Anisantha tectorum*, *Verbena supina* и ряд других, которые в сообществе цингерии Биберштейна отмечены спорадически.

В зависимости от экологических особенностей (гидрологии, орографии и др.) фитоценозы цингерии имеют определенную пространственную структуру. Незначительные, еле уловимые на глаз западины, а также с небольшой глубиной (до 50 см) полностью зарастают цингерией, иногда прерываясь на возвышенных местах. Растения здесь приурочены к уплощенному днищу. По склонам понижения заросли резко переходят в пустынные белополынные с *Artemisia lerchiana* и чернополынные с *A. pauciflora* фитоценозы (рис. 2). В западинах глубиной 0.5—1 м цингерия также занимает днища, а по периферии склоны зарастают представителями степной флоры: *Tanacetum achilleifolium*, *Phlomis tuberosa*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios* и др. (рис. 3). В более глубоких западинах (1.5 м и глубже) днища зарастают обычно *Artemisia procera* и сопутствующими ей растениями *Rorippa brachycarpa*, *Buschia lateriflora*, *Myosurus minimus* и другими видами, а фитоценозы *Z. biebersteiniana* располагаются по склонам, образуя замкнутый экологический пояс с проективным покрытием около 60—85 %, выше следует зона степных растений (*Tanacetum achilleifolium*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis* и другие виды), которая переходит в пустынные сообщества с *Artemisia lerchiana* и *A. pauciflora* (рис. 4).

Z. biebersteiniana — замечательное растение в кариологическом отношении. Истинное число хромосом у нее было установлено не сразу. Первые сведения о числе хромосом были получены А. П. Соколовской, 2n=14 при основном числе x=7. Несколько позже, в 1956 г., Bjorkman получил иные результаты: 2n=8, x=4. Однако Н. Н. Цвелев и П. Г. Жукова (1977), используя для своих исследований посевной материал, присланный нами с Нижней Волги, обнаружили, что у *Z. biebersteiniana* 2n=4, x=2. Эти результаты свидетельствуют о кариологической уникальности *Z. biebersteiniana*. Число хромосом данного вида является наименьшим не только среди злаков, но и других цветковых растений. До сих пор науке известно всего лишь 2 вида сложноцветных и 2 вида злаков

---

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (Сосудистые растения СССР, 1981).

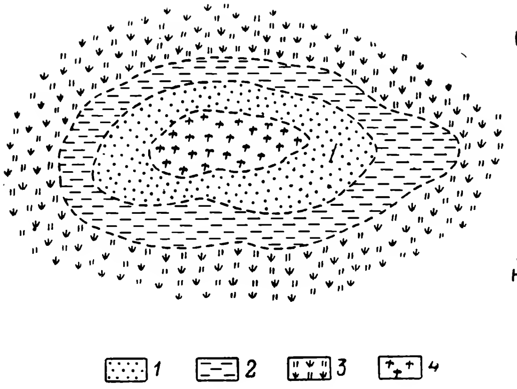


Рис. 4. Схема расположения *Zingeria biebersteiniana* в западинах глубиной более 1 м.

1 — *Zingeria biebersteiniana*; *2* — *Tanacetum achilleifolium*, *Elytrigia repens* и другие степные растения; *3* — *Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora* и другие пустынные растения; *4* — *Artemisia procera*.

с подобным числом хромосом. Наши собственные исследования, проведенные несколько позже совместно с Н. Г. Поливода, подтвердили результаты, полученные Цвелевым и Жуковой. *Z. biebersteiniana* заслуживает серьезного внимания как ценный объект для проведения исследований по генетике и селекции растений, а также для изучения процессов мутагенеза.

На протяжении многих лет исследований нам удалось изучить полный цикл развития *Z. biebersteiniana* (Сафонов, 1979). Фенологические спектры видов приводятся на рис. 5. Всходы появляются во 2—3-й декаде сентября, когда проходят первые осенние дожди, в редких случаях раньше. Теплая погода, устанавливающаяся в это время, достаточная влажность почвы благоприятно действуют на прорастание семян. Даже при сухой погоде в климатических условиях пустынь в результате контрастности суточных температур происходит конденсация паров воздуха, что вызывает прорастание семян и поддерживает проростки в вегетирующем состоянии. При запоздании дождей прорастание семян может задерживаться и тогда появление всходов затягивается, а развитие проростков замедляется. Наблюдались случаи (1976 г.), когда после выпадения обильных осадков семена проросли, но в результате длительного засушливого периода 75 % проростков погибало. Однако у растения имеются защитные приспособления (неодновременное созревание зародышей и неодновременное прорастание семян), которые позволяют выжить и через короткий срок восстановить численность. Таким образом, в зависимости от погодных условий в осенний период могут наблюдаться вспышки или спады в развитии растений.

Семена *Z. biebersteiniana* обладают высокой всхожестью (лабораторная всхожесть равна 95—97 %). После усыхания надземной части растения и попадания семян на почву прорастание их происходит не сразу благодаря наличию определенного периода покоя. Выяснено, что минимальный период покоя длится 68—70 сут. Таким периодом покоя обладают семена, созревание которых происходило при благоприятных условиях. Семена, созревшие в конце вегетации растения или недозревшие в связи с наступлением засухи, имеют более длительный период покоя. Поэтому наилучшая всхожесть семян наблюдается в позднеосенний период текущего года или на следующий год. Это, вероятно, объясняется адаптацией вида к экологической обстановке, так как проростки растения, появившиеся сразу после усыхания надземной части, в условиях аридного климата Нижней Волги были бы обречены на гибель. Благоприятное влияние на прорастание и всхожесть семян оказывают высокие температуры (порядка 60—70°). В экспериментальных условиях было показано, что прогревание семян в течение 2—3 мес. повышает процент всхожести в раннеосенний период и способствует массовости прорастания. В противном случае часть семян гибнет, а прорастание уцелевших затягивается до поздней осени.

В конце сентября—начале октября, когда днем почва прогревается до 25—30°, зерновки прорастают в течение 6—7 дн. В комнатных условиях, где температура не снижается в ночное время, прорастание сокращается до 4—5 дн. При снижении температуры всхожесть зерновок задерживается до 10—15 дн.

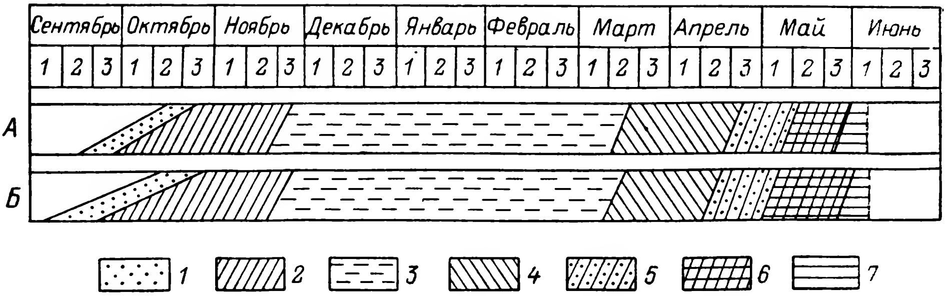


Рис. 5. Феноспектры *Zingeria biebersteiniana*.

А — в природе, *Б* — в культуре; *1* — всходы, *2* — осеннее кущение, *3* — зимний покой, *4* — весеннее кущение, *5* — выход в трубку, *6* — цветение и плодоношение, *7* — усыхание растения.

Замечено, что прорастание зерновок происходит даже при температуре 2—3°, однако оптимальными температурами следует считать 22—25 °.

На прорастание семян осенью влияет глубина их естественной заделки. Нередко они остаются на поверхности почвы. Прорастание в таких случаях хорошее, но при наступлении сухого периода часть семян не успевает прорасти, а некоторые проростки погибают. Наилучшее прорастание семян и выживание проростков происходят при попадании посевного материала на глубину 0.5—1 см. В этих случаях поверхностный слой почвы создает оптимальную среду для прорастания семян и в то же время предохраняет проростки от иссушения даже при длительном засушливом периоде. Такие условия наиболее часто создаются в природной обстановке, когда семена втаптываются в почву животными или засыпаются слоем пыли при летних пылевых бурях, а некоторые из них попадают в трещины почвы. При попадании семян на глубину около 3 см всхожесть снижается наполовину (до 37—40 %), а семена, погруженные в почву на глубину 4 см и более, практически не дают проростков.

Интересно отметить, что семена *Z. biebersteiniana* достаточно хорошо прорастают в воде: заливание западин водой на длительное время осенью и весной не отражается на прорастании семени и развитии зародыша, а также не приводит к гибели молодых растений.

В начальной фазе развития зародыша колеоптиль, имеющий шиловидную форму, быстро вытягивается на 1.5—2 см. Это способствует улучшению процесса питания молодого проростка за счет фотосинтеза при ограниченности питательных веществ в зерновке. У *Z. biebersteiniana* один зародышевый корень, который по ме́ре роста удлиняется, а при развитии 2—3 листьев на расстоянии 8—10 мм от корневой шейки формируется узел кущения, дающий вторичные корни. В течение одного периода кущения развивается мощная сеть придаточных корней. До наступления холодов один узел кущения может дать до 7 прикорневых побегов, которые развивают генеративные стебли на следующий год. С понижением температуры процесс кущения замедляется, и при температуре поверхностного слоя почвы до 2° приостанавливается; наступает зимний покой.

В состоянии зимнего покоя *Z. biebersteiniana* хорошо переносит отрицательные температуры. Кратковременные похолодания (до —25. . .—30°) не дают отрицательных последствий. При морозе —5. . .—7° листья складываются вдоль и приобретают темно-зеленую окраску. Более низкие температуры вызывают омертвление кончиков листьев, которые постепенно буреют. Благоприятное воздействие оказывает снег, задерживающийся в понижениях. В случае обнажения западин от снега ветер может иссушить поверхностный слой почвы. При этом растения попадают в экстремальные условия. Длительное действие неблагоприятных факторов вызывает гибель целых участков молодых растений.

Весенняя вегетация *Z. biebersteiniana* начинается в середине марта, в редких случаях несколько позже. В первую очередь удлиняются наполовину отмершие осенние листья и одновременно происходит процесс заложения новых. Фаза весеннего кущения длится около одного месяца, после чего начинается фаза выхода в трубку. На этом этапе развития активизируется рост стебля в высоту. В течение 15—20 дн стебель нарастает ежедневно до 1 см. Всего формируется 4, иногда 5 междоузлий. Каждое последующее длиннее предыдущего.

Одновременно с удлинением стебля формируется соцветие — метелка, развивающаяся внутри влагалища верхнего листа. У *Z. biebersteiniana* наблюдается интересное явление: после развития верхушечной метелки из нижних узлов стебля могут появиться боковые побеги, дающие соцветия с полноценными цветками и семенами.

Фаза выхода соцветия длится 9—12 дн, а спустя еще 2 дн наступает цветение. Колоски в соцветии распускаются сверху вниз. Цветение начинается в строго определенное время суток — в 5 ч утра — и длится 1.5— 2 ч, примерно до восхода солнца. По всей вероятности, в эти часы наблюдается наибольшая эффективность опыления, в то время как жаркий период дня наименее благоприятен, так как пыльца в сухом воздухе быстро теряет жизнеспособность. Кроме того, зафиксированы отдельные случаи цветения в 18 ч. Возможно, что раньше (в более влажных условиях) это растение имело 2 пика цветения — утренний и вечерний, но по мере приспособления к аридному климату вечерний пик потерял свою значимость.

Цветки у *Z. biebersteiniana* анемофильные, перекрестно-опыляемые, одиночные, построенные по общему плану: 2 цветковых чешуи, 2 пленки, 3 тычинки с тонкими и длинными тычиночными нитями и 1 пестик с двумя перистыми рыльцами. Колоски одиночные, мелкие, 1.2—1.6 мм дл., 0.8 мм шир., продолговато-яйцевидной формы, расположенные на тонких волосовидных ножках 4—12 мм дл. Это самые мелкие колоски из всех видов рода цингерия. В распустившейся метелке ножки колосков сильно отклонены (под углом 50—90°), благодаря чему полностью раскрывшаяся очень рыхлая метелка (5—22 см дл.) имеет декоративный вид.

Весенняя фаза вегетации продолжается 65—70 дн. За это время растение достигает 35—40 см выс. Независимо от условий погоды уже в середине мая начинается постепенное усыхание верхних листьев, а к концу этого месяца вся надземная часть отмирает. Только незначительное число семян осыпается после созревания. Подавляющее же большинство прочно удерживается в колосках и попадает в почву вместе с надземной частью растения. Таким образом, изучив биологию *Z. biebersteiniana*, мы пришли к выводу, что это растение относится к озимым эфемерам. Его полный жизненный цикл идентичен циклу развития таких злаков, как *Anisantha tectorum*, *Eremopyrum triticeum*, *Bromus squarrosus* и др.

Раскидистая метелка, напоминающая миниатюрное перекати-поле, казалось, должна быть хорошо приспособлена к анемохории, однако, как выяснено, 99.5 % созревших и высохших метелок остаются на месте вегетации растения. С помощью животных, дождя и других агентов сухое растение вбивается в почву, обеспечивая естественный посев семян. Возможно, в давние времена, когда зоогенное влияние на степь было не столь велико, распространение *Z. biebersteiniana* путем анемохории было более сильно выражено. В настоящее время только 1—0.5 % метелок может переноситься ветром в другие места. В основном это экземпляры, растущие единично или небольшими группами. Мы наблюдали отдельные соцветия, удаленные от места произрастания на 5—7, иногда на 12 км. Почти все они задерживались в местах, неблагоприятных для этого растения (заросли кустарников, полыней, скопления сорняков, лесопосадки и др.). В подобной среде, если даже семена и смогли бы прорасти, то молодые растения обречены на гибель из-за отсутствия нормальных условий для развития. Такое положение наводит на мысль, что естественное распространение растения весьма затруднено. Это один из лимитирующих факторов, способствующих сокращению ареала.

Стоит отметить, что *Z. biebersteiniana* в период колошения и полного раскрытия метелки выглядит очень красочно. Мелкие колоски, поддерживаемые тонкими волосовидными ножками, придают ей ажурность и нежность, а целые заросли имеют удивительно привлекательный вид. Растения, собранные в фазе цветения и плодоношения, используются местным населением для изготовления сухих зимних букетов. В декоративных целях это растение высевалось нами на газонах и грядках в г. Астрахани. Осенью и весной посевы его смотрятся весьма красиво, поэтому *Z. biebersteiniana* с успехом может применяться в декоративном цветоводстве в сочетании с многолетниками. Кроме того, для озеленения помещений мы высевали этот вид в комнатных условиях. На протяжении осени, зимы и первой половины лета растение можно прекрасно культивировать в горшочках или ящиках. *Z. biebersteiniana* относится к числу хороших кормовых растений. Осенью, зимой и весной цингериевые пастбища используются как хорошие кормовые угодья для крупного рогатого скота и овец.

В настоящее время на агробиостанции Курского государственного педагогического института начаты опыты по интродукции *Z. biebersteiniana* в условия Центрального Черноземья.

Z. biebersteiniana заслуживает большого внимания как чрезвычайно редкое растение, ареал которого катастрофически сокращается в современных условиях под действием антропогенных факторов. Интенсивная эксплуатация фитоценозов и биотопов в условиях пустынного климата может привести, а в некоторых случаях уже приводит к полному исчезновению из растительных сообществ очень важного в научном, декоративном и хозяйственном отношении растения. Несмотря на серьезную угрозу, нависшую над этим растением, Астраханским областным обществом охраны природы никогда еще не ставился вопрос о его охране.

Многолетние наблюдения показали, что в результате освоения земель под зерновые и овощные культуры нижневолжский ареал *Z. biebersteiniana* с каждым годом сокращается. В течение трех лет на территории совхоза «Ушаковский» было уничтожено более 150 га зарослей цингерии. Истреблению подвергаются также фитоценозы, расположенные среди пустынных пастбищ. В результате усиленного выпаса скота западины сильно вытаптываются, происходит нарушение задернованного поверхностного слоя почвы. Прогон отары овец по западинам в период полного цветения приводит к уничтожению до 80 % растений. В начале весенней вегетации фитоценозы цингерии Биберштейна усиленно стравливаются скотом, при этом до 75 % растений погибает. Съедаются овцами и метелки с созревшими семенами. Таким образом, в период вегетации цингерии большое количество растений погибает, не успев обсемениться, отчего сокращается площадь распространения этого вида.

Необходимо разработать и ввести в практику ряд мероприятий, направленных на сохранение такого уникального вида.

Во-первых, ботаническим садам следует включить в состав своих коллекций цингерию Биберштейна и систематически высевать ее на коллекционных участках. Такую работу могут провести ботанические сады юга Украины, Крыма, Северного Кавказа, юго-востока Европы, Южного Урала, Приаралья, Средней Азии и др. Во-вторых, на территории Черноярского р-на Астраханской обл. и Светлоярского р-на Волгоградской обл. необходимо выбрать участки с наибольшей плотностью цингерии Биберштейна для организации заказников с запрещением хозяйственного использования земель. Нам кажется, что наиболее целесообразно выделить 2 заказника: один на территории Астраханской обл. близ с. Солодники, второй в Волгоградской обл. в окр. пос. Светлый Яр. В-третьих, Астраханскому и Волгоградскому облисполкомам следует срочно взять это растение под строгую охрану и запретить выпас скота и распашку земель в западинах с массовыми зарослями цингерии Биберштейна. Комплекс перечисленных мероприятий будет способствовать не только сохранению генофонда уникального растения, но и значительному расширению нижневолжского участка его ареала.

Автор приносит большую благодарность Н. Н. Цвелеву за просмотр статьи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков А. Ф. Водный режим почв комплексной степи Каспийской низменности. — Тр. Почв. ин-та, 1950, т. 32, № 2, с. 105—109. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Т. 1. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1978. 317 с. — *Карандеева М. В.* Формы рельефа суффозионного происхождения. — В кн.: Тр. Прикасп. экспедиции. Геоморфология западной части Прикасп. низменности. М.: Изд-во МГУ, 1958. с. 186—190. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 201 с. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 459 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 478 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 879 с. — *Рожевиц Р. Ю.* Сем. *Gramineae* — Злаки. — Тр. ГБС, т. 40, вып. 2, 1928, с. 133.— *Сафонов Г. Е.* Интродукция цингерии Биберштейна на Нижней Волге. — Бюл. ГБС, 1979, вып. 111, с. 20—23. — *Середин Р. М.* Дикорастущие злаки Северного Кавказа. — Уч. зап. Пятигорск. фармацев. ин-та, 1966, вып. 2, с. 1—92. — *Смирнов П. А.* *Zingeria* P. Smirn. genus novum Graminearum (Tribus *Stipeae*). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1946, т. 51, вып. 2, с. 98—100. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с. — *Цвелев Н. Н.*, *Жукова П. Г.* О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae*. — Бот. журн., 1977, т. 59, № 2, с. 265—269. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Курский государственный
педагогический институт.

Получено 9 VII 1987.

УДК 574.4; 581.55

Бот. журн., т. 73, № 9

Л. Р. Серебрянный, Р. А. Халмухамедова

К ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮГА ФЕРГАНЫ

L. R. SEREBRJANNY, R. A. KHALMUKHAMEDOVA.
ON THE HISTORY OF VEGETATION FROM THE SOUTH OF FERGANA

Приведена спорово-пыльцевая характеристика молодых отложений Суфанского болота, раскрывающих историю современной растительности юга Ферганы. На примере этих отложений предпринята попытка расчленить пыльцу водных растений на экологические группы и на их основе проследить развитие водоема.

Выяснение истории развития растительности в аридных областях зависит от наличия седиментационных ловушек, заполнявшихся озерно-болотными отложениями. Обстановка, благоприятствовавшая их появлению, складывалась у южного борта Ферганского адыра, где благодаря гидрогеологическому подпору в депрессиях рельефа задерживалась влага, поступавшая из бассейна р. Исфайрам по протокам, которые прорезают обширный конус выноса. В одном из понижений, перед уступом адыра, севернее кишлака Суфан до сих пор сохранились остатки тростникового болота. В годы Великой Отечественной войны там разрабатывали торф. В настоящее время поверхность болота прорезана мелиоративными каналами и почти полностью осушена.

В 1977 г. группа сотрудников Института географии АН СССР под руководством Л. Р. Серебрянного предприняла комплексное изучение Суфанского болота. Там произвели бурение и изучили наиболее глубокие естественные

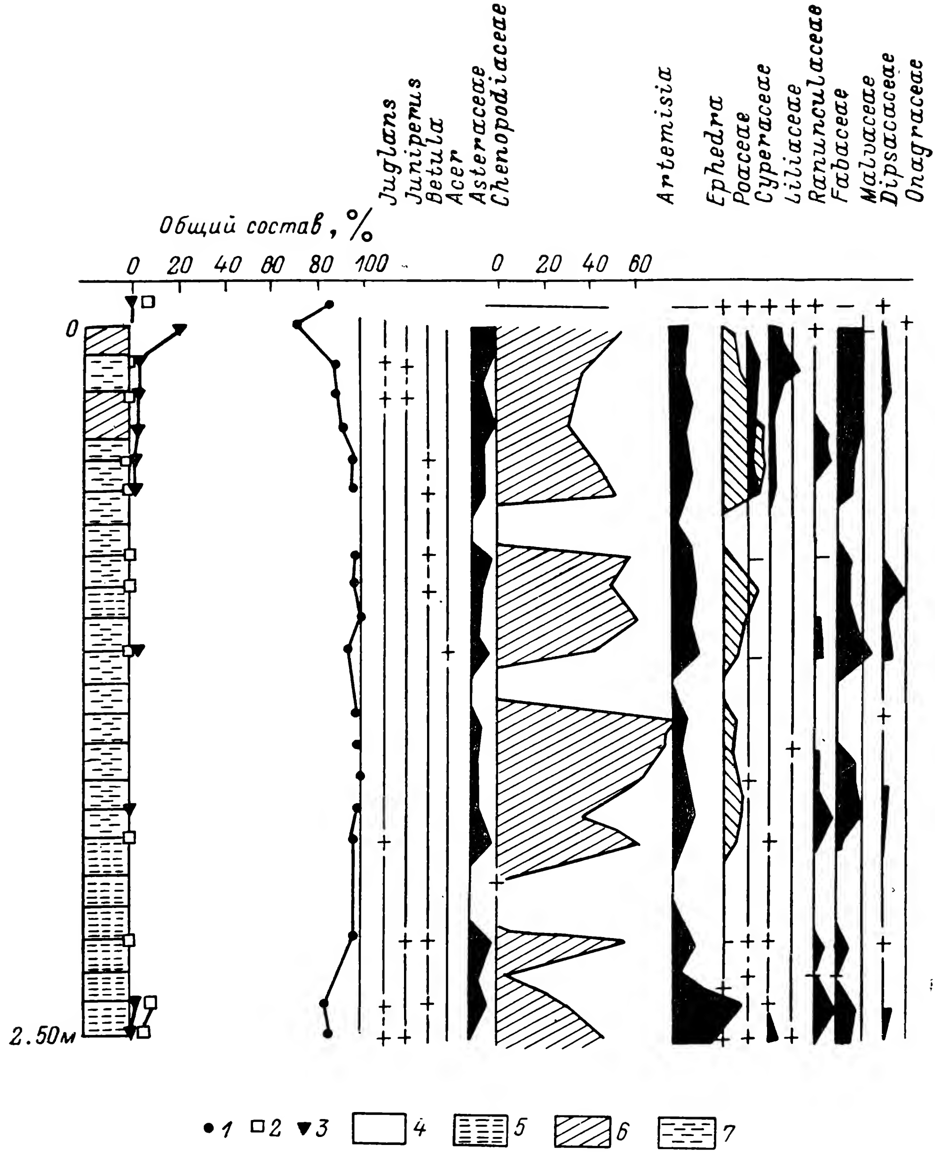
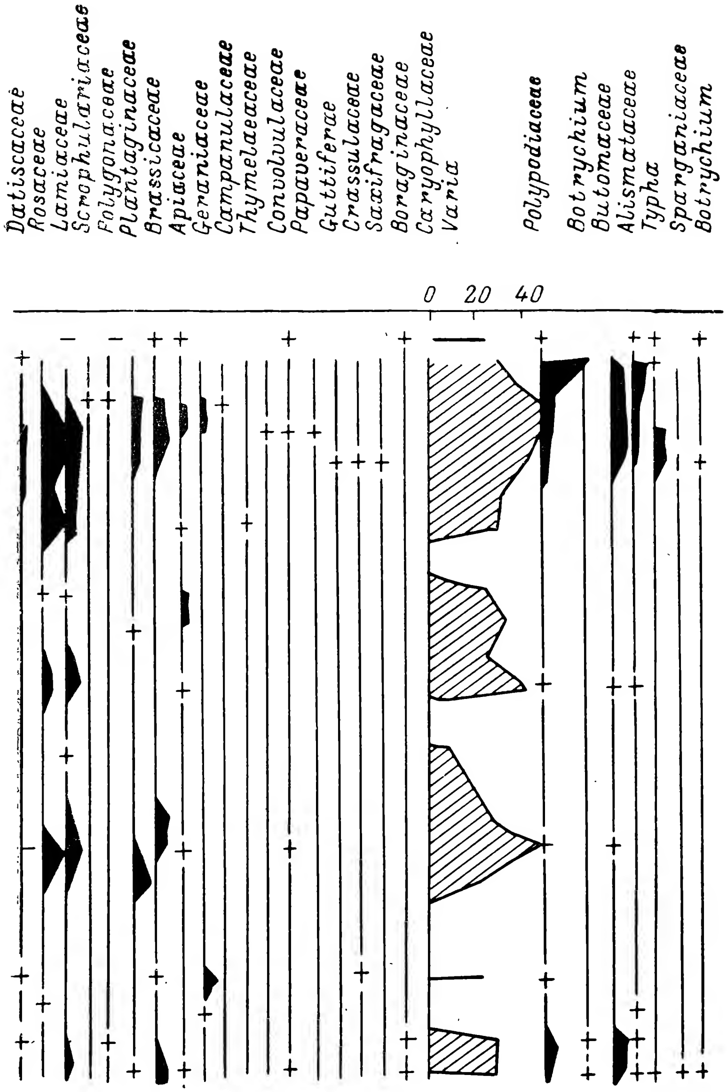


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений разреза Суфан-1.

1 — сумма пыльцы трав и кустарничков; 2 — сумма пыльцы древесных пород; 3 — сумма спор; 4 — торф; 5 — голубовато-серый сапропель; 6 — сапропель торфянистый, темно-серый; 7 — сапропель зеленовато-серый.

обнажения по бортам мелиоративных канав. Серии образцов из наиболее репрезентативных разрезов исследовала в Институте ботаники АН УзССР Р. А. Халмухамедова с применением спорово-пыльцевого анализа.

В ходе бурения выяснилось, что верхний горизонт торфа, насыщенный остатками тростника и осок, имеет небольшую мощность — до 40—50 см. Подстилаемые сапропелями горизонты в самой верхней части заметно оторфованы, а ниже содержат редкие и рассеянные растительные остатки. Общая мощность сапропелей обычно не превышает 2—3 м. В их базальных слоях появляется примесь грубозернистого песка и гальки, по составу сходных с обломочным



материалом подгорного шлейфа адыра. В нескольких пунктах был вскрыт контакт озерной толщи с нижележащими галечниками.

Образцы на спорово-пыльцевой анализ были отобраны из разрезов Суфан-1 и 1а, расположенных рядом, на борту северной канавы; Суфан-2 в 200 м от этих разрезов, на борту западной канавы и Суфан-3 — у юго-западного края болота. Радиоуглеродная датировка образца торфа с глубины 20 см в центре болота — 180±60 лет (Tln-198) — указывает на недавнее обмеление и заторфовывание водоема.

Помимо образцов на спорово-пыльцевой и радиоуглеродный анализы были взяты образцы на определение растительных макроостатков. Первые данные такого рода опубликованы Ф. Я. Левиной (1944), показавшей, что Суфанское болото в основном состоит из тростника (*Phragmites*). Однако на глубине 140—165 см от поверхности был обнаружен слой древесины ольхи клейкой *Alnus glutinosa*, которая ныне в Ферганской долине не произрастает.

Отобранные образцы изучали в п/о «Торфогеология» Министерства геологии РСФСР. Подтвердилось, что верхний слой торфа сплошь состоит из остатков представителей рода *Phragmites*. В сапропеле встречаются остатки *Phragmites* и *Calamagrostis*, на глубине 1 м в разрезе Суфан-2 обнаружена древесина березы. В связи с оценкой достоверности последней находки следует заметить, что по долинам рек Ферганской обл. и в настоящее время растет *Betula turkestanica* (Арифханова, 1967), а единичные пыльцевые зерна этой породы были найдены нами в отложениях всех разрезов Суфанского болота. Судя по находкам макроостатков видов *Phragmites* и *Calamagrostis*, можно сделать вывод о том, что эти типичные гидрофитные растения в недавнем прошлом определяли облик болота.

Ниже приводятся данные спорово-пыльцевого анализа по отдельным разрезам.

Разрез Суфан-1 характеризуется следующим строением (глубины указаны в сантиметрах): 0—18 — торфянистый сапропель, темно-серый; 18—30 — сапропель зеленовато-серый; 30—45 — темно-серый; 45—170 — зеленовато-серый; 170—250 — голубовато-серый. На глубине 2.5 м появляется много карбонатных корочек и мелкой гальки, что указывает на близость ложа водоема.

Палинологические данные (рис. 1) свидетельствуют о явном преобладании пыльцы травянистых растений и кустарничков. Пыльца древесных пород немногочисленна и представлена единичными зернами. Участие спор незначительно, за исключением спор представителей сем. *Polypodiaceae*, количество которых возрастает до 22 % только в самой верхней части разреза.

Пыльца видов сем. *Chenopodiaceae* отмечена по всему разрезу довольно равномерно (50—80 %). Пыльца *Artemisia* — от 1 до 9 %, и только в самой нижней части разреза количество ее возрастает до 20—30 %. Пыльца других представителей сем. *Asteraceae* тоже немногочисленна (от 2 до 9 %). Пыльца видов сем. *Poaceae* в верхней части разреза отмечена в пределах от 1 до 6 %, а в средней и нижней частях встречаются только единичные зерна. В содержании пыльцы рода *Ephedra* выражен максимум до 18 % в верхней части разреза, ниже она распределена довольно равномерно (до 6 %), а в базальных слоях обнаружены лишь отдельные зерна.

В распределении пыльцы разнотравья особых контрастов не наблюдается. Содержание ее колеблется по разрезу от 24 до 50 %. В нижней части количество этой пыльцы не превышает 30 % и состав ее не отличается особым разнообразием (всего 15 семейств). Наиболее велико содержание пыльцы семейств *Ranunculaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*. В средней части разреза отмечено наименьшее количество пыльцы разнотравья — до 11 %, хотя в остальных образцах ее участие достигает 26—50 %. В этой части разреза отмечено и наименьшее число семейств — 12 (преобладают *Ranunculaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Dipsacaceae*). Наибольшее количество и наиболее разнообразный состав пыльцы разнотравья наблюдаются в верхней части диаграммы — выявлено до 24 семейств (*Fabaceae*, *Dipsacaceae*, *Datiscaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Plantaginaceae*, *Brassicaceae* и др.).

Пыльца водных растений в наибольшем количестве представлена в верхней части разреза. В основном здесь отмечена пыльца представителей семейств *Butomaceae*, *Alismataceae*, а также одиночные зерна видов родов *Typha* и *Sparganium*. В средней части разреза пыльца водных растений встречается редко. Зато в нижней части ее общее количество вновь возрастает, а видовой состав обогащается (*Butomaceae*, *Alismataceae*, *Typha*, *Sparganium*).

Если проследить ход кривой пыльцы водных растений по горизонтам разреза, можно заметить следующие особенности. Нижние слои (голубовато-серый сапропель), по-видимому, накапливались в начале развития водоема. В этой части толщи обнаружена пыльца родов *Butomus*, *Alisma*, *Sparganium*, *Typha*, которые обычно считаются погруженными и полупогруженными формами растений литорали (Поплавская, 1948; Смиренский, 1950). Присутствует здесь и пыльца осок (*Carex*), среди которых также много прибрежноводных форм. Особенно много пыльцы представителей сем. *Ranunculaceae* (по всей вероятности, преимущественно гидрофитные виды). В то же время видовой состав и количество разнотравья невелики. Меньше и пыльцы маревых по сравнению с верхними горизонтами, а пыльцы полыней, наоборот, много.

Вышележащая толща зеленовато-серого сапропеля довольно мощная, характеризуется резким уменьшением количества пыльцы водных и прибрежно-водных растений, что не коснулось единичных зерен видов родов *Butomus* и *Alisma*, а также осок. В меньшем количестве найдена пыльца видов сем. *Ranunculaceae*. В этой части разреза значительно увеличивается состав пыльцы разнотравья, а также маревых. Количество пыльцы полыней несколько уменьшается. Вероятно, в данный период рассматриваемое болото достигало наибольшей глубины.

В верхних толщах озерных осадков (зеленовато-серый и темно-серый сапропель) количество пыльцы водных растений заметно возрастает, хотя состав ее не меняется: она принадлежит тем же мелководным формам родов *Butomus*, *Alisma*, *Typha*, *Sparganium*. Резко увеличивается (до 10 %) количество пыльцы осок. Пыльца *Ranunculaceae* исчезает и в незначительном количестве появляется лишь в самой верхней части разреза. Богат здесь видовой состав и велико количество разнотравья. Участие пыльцы маревых и полыней уменьшается.

Вероятно, в этот период происходило обмеление водоема, и с уменьшением увлажненности и обсыханием грунта заросли водных растений изреживались. Среди лугового разнотравья особенно выделялись различные виды луков, клевера, гречихи, лапчатки, подорожника, мяты и др.

Из разреза Суфан-1а было отобрано всего 3 образца. Из них только в одном обнаружена пыльца представителей семейств *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Liliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Butomaceae*, но в недостаточном для подсчета количестве.

Образцы из разреза Суфан-2 были взяты в целях контроля. Строение этого разреза следующее (сверху вниз): 0—20 — торф; 20—45 — темно-серый сапропель, торфянистый; 45—110 — сапропель зеленовато-серый; 110—130 — черный; 130—220 — голубовато-серый; 220—250 — голубовато-серый, опесчаненный; 250—270 — голубовато-серый, песчанистый с галькой. К сожалению, пыльца и споры не были обнаружены в интервалах глубин 260—270, 190—220, 150—160 см.

Спорово-пыльцевая диаграмма разреза Суфан-2 (рис. 2) указывает на явное преобладание пыльцы травянистых растений и кустарничков. Пыльца древесных растений представлена единичными зернами видов родов *Juniperus*, *Betula*, *Pinus*, скорее всего, аллохтонного происхождения. Довольно много спор представителей сем. *Polypodiaceae* в верхней части разреза. В средней и нижней частях они в основном единичны.

Пыльца *Chenopodiaceae* распределена по разрезу в количестве от 22 до 43 %. Количество пыльцы рода *Artemisia* невелико — от 5 до 10 %, максимум (до 21 %) отмечается в самых верхних слоях. Пыльца прочих видов сем. *Asteraceae* немногочисленна (от 1 до 11 %). Небольшой ее максимум отмечается в средней части разреза. Пыльца видов сем. *Poaceae* в небольшом количестве присутствует по всему разрезу, максимум ее выражен в средней части (до 34 %). Пыльца рода *Ephedra* обнаружена во всех образцах. Количество ее колеблется в пределах от 1 до 34 %, максимум наблюдается также в средней части разреза.

Пыльца разнотравья распределена равномерно по всей толще (27—46 %). В нижней части разреза разнообразие состава невелико (12 семейств) и в основном это единичные зерна видов семейств *Ranunculaceae*, *Umbelliferae*, *Malvaceae*, *Datiscaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, гораздо больше видов семейств *Fabaceae* и *Brassicaceae* (до 12 %). Средняя часть разреза отличается наиболее разно-

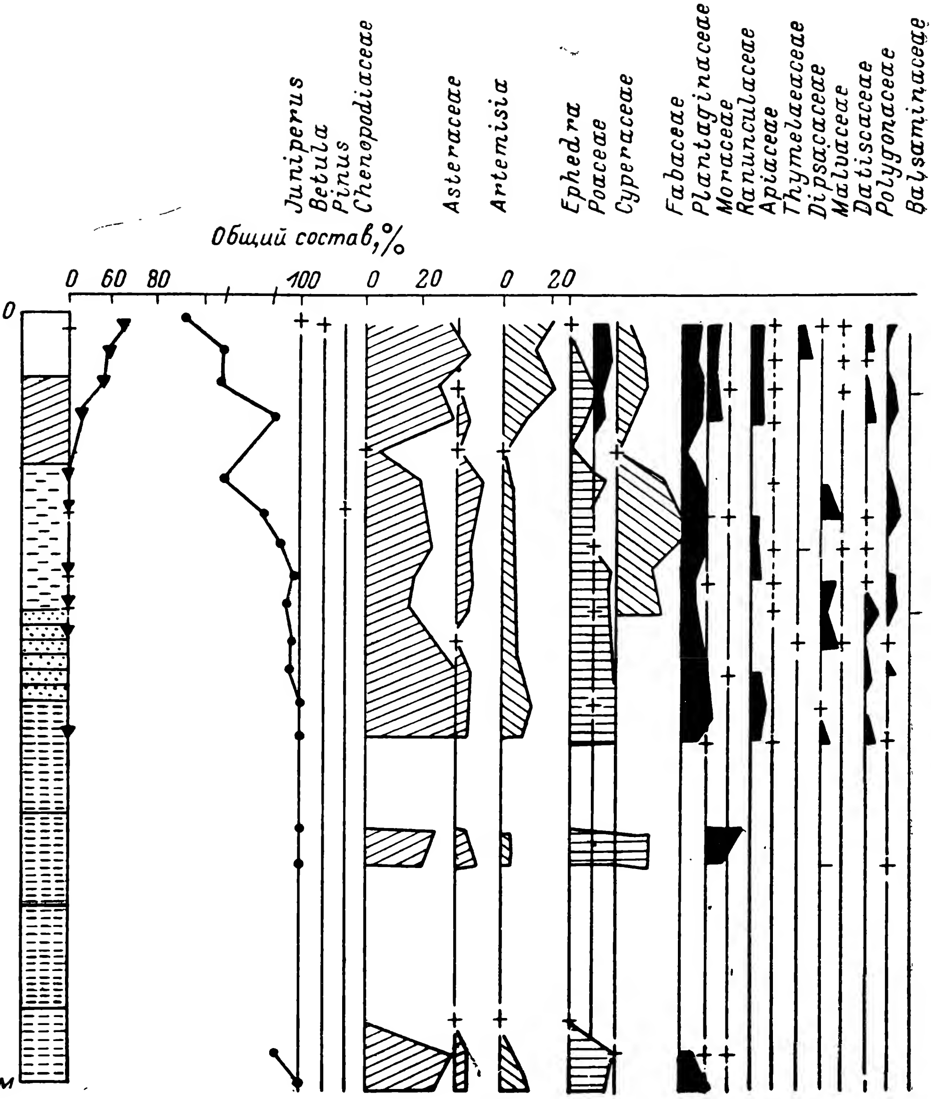


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений разреза Суфан-2.

1—2 — сапропель черный. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

образным составом пыльцы разнотравья — 20 семейств, среди которых заметно выделяется сем. *Fabaceae*. Здесь же можно отметить и представителей семейств *Ranunculaceae*, *Dipsacaceae*, *Datiscaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, *Brassicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Crassulaceae*, *Rosaceae*, *Liliaceae*, *Euphorbiaceae*. В нижней части диаграммы обнаружена пыльца 14 семейств разнотравья, причем доминируют почти те же представители, что и в средней части разреза.

Пыльца водных растений в разрезе Суфан-2 составляет от 2 % в средней части разреза до 25 % в верхней. Отмечено большое участие пыльцы видов сем. *Butomaceae*. В достаточно значительном количестве присутствует пыльца видов сем. *Alismataceae*, родов *Typha*, *Sparganium*, *Ophioglossum*, несколько меньше рода *Potamogeton*.

В самой нижней части разреза (голубовато-серый песчанистый сапропель

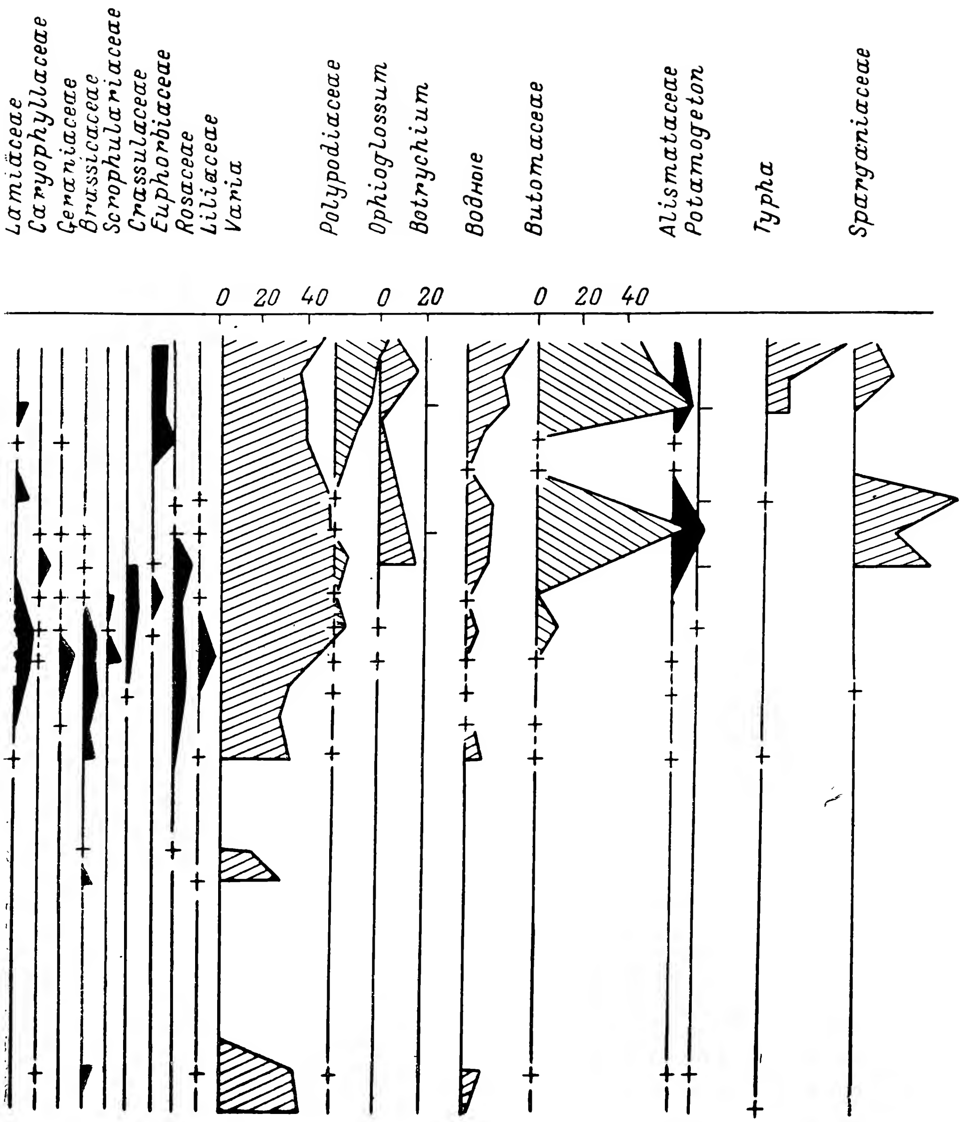


Рис. 2

с галькой) пыльцы водных растений мало, в основном единичные зерна мелководных растений (*Butomus*, *Alisma*, *Typha*) и представителя глубоководных — *Potamogeton*. По-видимому, это был начальный этап развития болота.

В вышележащей толще голубовато-серых сапропелей почти не сохранились пыльца и споры. Можно предполагать, что на этой стадии за счет значительного углубления водоема ухудшались условия существования растительности. Заметим, что в средней части толщи сохранилось незначительное количество пыльцы разнотравья (всего 7 семейств), среди них наиболее выделяется пыльца видов сем. *Plantaginaceae*. Довольно много здесь маревых и эфедры. Пыльца водных растений, осок, представителей семейства лютиковых вообще отсутствует.

Выше по разрезу, в прослое черных сапропелей довольно много пыльцы маревых, полыней, эфедры. Несколько увеличивается состав разнотравья, среди

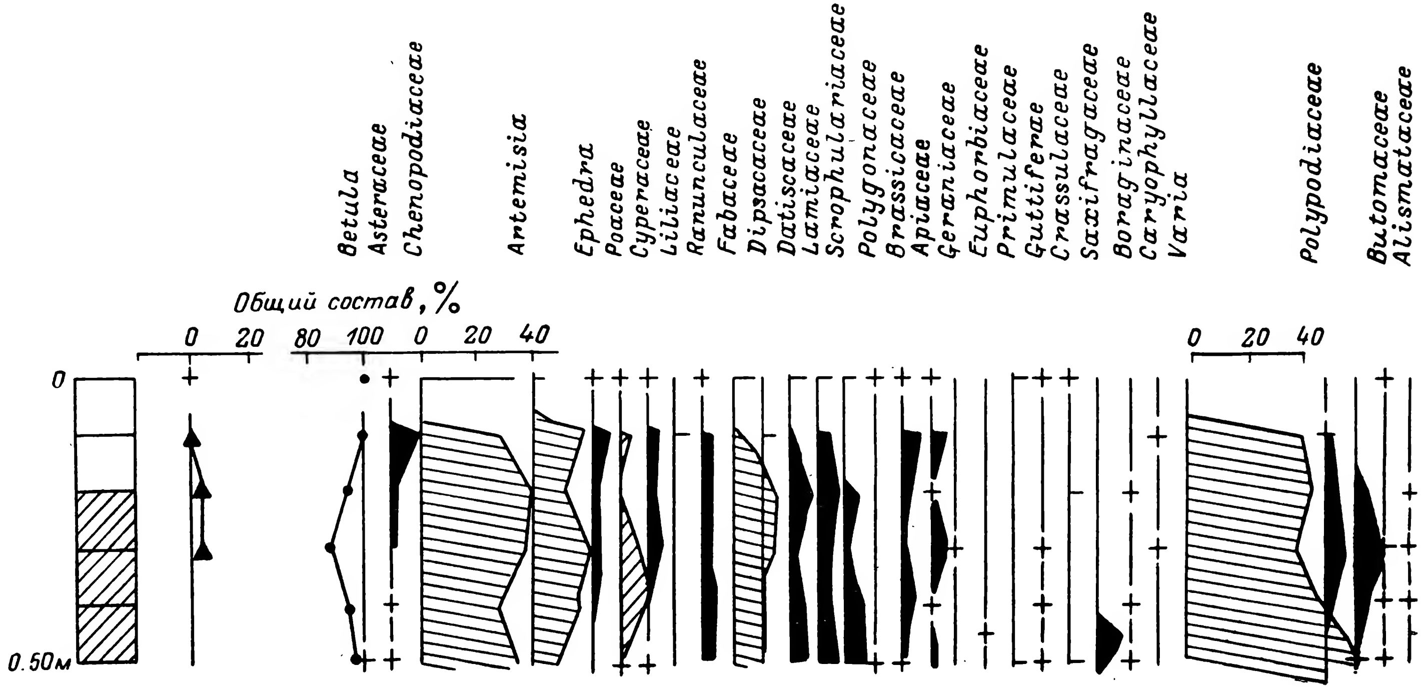


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений разреза Суфан-3.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

которого особенно выделяются бобовые и лютиковые. Осоки в этой части толщи отсутствуют. Пыльца водных растений отмечена в виде единичных зерен видов родов *Butomus*, *Alisma*, *Typha*. Встречаются споры сем. *Polypodiaceae*.

В толще зеленовато-серых сапропелей резко увеличивается количество пыльцы разнотравья, особенно выделяются бобовые, лютиковые, ворсянковые, гречишные, губоцветные, крестоцветные, молочайные, розоцветные, лилейные. Несколько сокращается доля пыльцы маревых, полыней, эфедры. Резко возрастает роль пыльцы водных растений, причем особенно много пыльцы *Butomus* и *Sparganium*. Пыльца глубоководных растений — *Potamogeton* — присутствует в небольших количествах и не во всех образцах. Очень мало спор сем. *Polypodiaceae*.

В самой верхней части разреза значительно увеличивается количество пыльцы разнотравья, маревых и полыней. Участие пыльцы осок несколько уменьшается. Возрастает количество спор сем. *Polypodiaceae*. Пыльца водных растений в этой части толщи достигает своего максимума (до 25 %), и присутствуют здесь только мелководные растения. Пыльца представителей глубоководных *Potamogeton* отсутствует.

Полученные палинологические данные по разрезу Суфан-2 свидетельствуют о том, что на определенной глубине водоема условия для произрастания цветковых и водных растений резко ухудшаются и растительные остатки практически не сохраняются. В верхней части разреза, где сохранились следы обмеления озера, обнаружены пыльца мелководных растений из семейств *Poaceae*, *Plantaginaceae*, *Datiscaceae*, *Polygonaceae*, *Euphorbiaceae* и споры сем. *Polypodiaceae*.

Образцы из разреза Суфан-3 дополнительно характеризуют строение верхней части залежи: 0—30 см — торф; 30—50 — сапропель торфянистый. Спорово-пыльцевые данные, полученные для разреза Суфан-3 (рис. 3), также указывают на преобладание пыльцы трав. Пыльца древесных растений представлена единичными зернами березы. Споры сем. *Polypodiaceae* обнаружены в значительном количестве, но не во всех образцах.

Пыльца сем. *Chenopodiaceae* имеет фоновое значение и распределена довольно равномерно по всем горизонтам (29—39 %). Пыльца рода *Artemisia* колеблется в пределах от 7 до 19 %. Пыльца прочих видов сем. *Asteraceae* немногочисленна (0.4—1.5 %), но в самом верхнем образце достигает 10 %. Пыльца сем. *Poaceae* колеблется от 2 до 8 %. Пыльца осок распределена равномерно во всех образцах (от 2 до 5 %). Пыльца разнотравья содержится во всех образцах — от 37 до 56 %. Здесь опознана пыльца 18 семейств, особенно выделяются семейства *Dipsacaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Umbelliferae*. В составе пыльцы водных растений определены зерна *Butomus* и *Alisma*.

Отложения разреза Суфан-3 тоже накапливались в близкий к современности период. При сопоставлении с разрезами Суфан-2 и 3 видно, что в разрезе Суфан-1 отсутствует верхний слой торфа.

Таким образом, на примере Суфанского болота впервые в Средней Азии предпринята попытка расчленить пыльцу водных растений на экологические группы и на этой основе проследить развитие водоема. Как известно, в ходе эволюции растительности позднего голоцена последовательно менялся как качественный, так и количественный ее состав. На первых стадиях образования болота развивались в основном мелководные растения типа *Butomus*, *Typha*, *Alisma*, *Sparganium*. Осок и других влаголюбивых прибрежных форм было мало. Впоследствии водоем, по всей вероятности, стал достаточно глубоким (судя по распространению рдестов). По мере последующего обмеления водоема улучшались условия для существования мелководной растительности. Отмирание болота характеризовалось резким сокращением роли гидрофильных форм. Этот этап, охватывающий последние 100—200 лет, был связан с интенсивным сельскохозяйственным освоением болот и отводом вод по ирригационным системам. Условия питания водоема соответственно ухудшались.

Данные, полученные для всех разрезов Суфанского болота, наглядно показывают, что современный и близкий к нему периоды характеризовались общей аридизацией климата (судя по широкому распространению маревых, полыней, эфедры). Тем не менее можно с полным основанием связывать эпоху существования глубокого водоема в районе Суфана с позднесредневековым плювиалом.

Авторы статьи выражают благодарность Е. И. Скобеевой за данные ботанического анализа и Я.-М. К. Пуннингу, определившему возраст торфа радиоуглеродным методом.

ЛИТЕРАТУРА

Арифханова М. М. Растительность Ферганской долины. — Ташкент: Фан, 1967, с. 2—109; 160—163. — *Левина Ф. Я.* Современные процессы заболачивания и торфяники Ферганской долины. — Бот. журн., 1944, т. 29, № 5, с. 192—199. — *Поплавская Г. И.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 296 с. — *Смиренский А. А.* Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. 1. М., 1950.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 23 III 1987.

УДК 581.524; 551.133.8 Бот. журн., т. 73, № 9

Б. С. Мошков, И. В. Селицкая, С. А. Старцева

ИССЛЕДОВАНИЕ ХАРАКТЕРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ В ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ГРУППЕ У СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

B. S. MOSHKOV, I. V. SELITSKAYA, S. A. STARTSEVA.
THE INVESTIGATION OF CHARACTER OF PLANT INTERACTION WITHIN THE ELEMENTAL GROUP IN SPRING WHEAT VARIETIES

На примере пяти сортов яровой пшеницы исследован характер взаимодействия растений в элементарной группе, представленной тремя особями, в зависимости от уровня минерального питания и актиноритмического режима в условиях фитотронов. Показателями взаимовлияния растений были сухая надземная биомасса, масса зерна с растения, коэффициент размножения. У четырех сортов наблюдался эффект группы как положительное взаимовлияние особей в сообществе. Степень выраженности эффекта группы зависела от особенностей генотипа и уровня минерального питания. Наиболее сильное положительное взаимодействие особей имело место в условиях дефицита элементов минерального питания. Актиноритмический режим не влиял на характер взаимовлияния растений в элементарной группе. Обсуждается существование корреляции между присутствием эффекта группы у растения и показателями отзывчивости сортов на повышение минерального фона, степенью гармоничности развития генотипа и характером взаимодействия растений в загущенных посевах.

Начальным этапом изучения внутривидовых отношений в растительном сообществе является сравнительный анализ жизнедеятельности изолированных друг от друга растений и растений в группе, состоящей из 2—3 особей и представляющей собой элементарную структурную единицу растительного сообщества. Особенности функционирования особей в такой элементарной группе, физиологическая реакция особи на присутствие особей своего вида отражают эффект взаимодействия или эффект группы. Работ, в которых параллельно исследовались бы жизнедеятельность растений в группах и при одиночном выращивании, особенно в контролируемых условиях с регулированием важнейших экологических факторов, сравнительно мало. Их можно найти в обзорах В. Н. Сукачева (1953), R. Knapp (1954) и некоторых более поздних публикациях

(Харпер, 1964; Röhrig, 1964; Zarzyski, 1965a, b; Harper, 1967; Rennie, 1974; Синягин, 1975; Титов, 1978).

Существенным для исследования характера взаимодействия растений в элементарной группе является выбор биологического показателя, по которому можно судить об эффекте группы. Взаимовлияние растений можно оценивать по различным биохимическим и физиологическим процессам, по их росту, развитию и размножению (Титов, 1978). В настоящей работе на примере генотипов яровой пшеницы изучался характер взаимного влияния особей в элементарной группе, составленной из трех растений, по таким показателям, как сухая надземная масса, масса зерна с растения, коэффициент размножения, соответствующий числу зерен, полученных с одного растения.

Исследования проводили в условиях фитотронов. В течение всего вегетационного периода температура воздуха поддерживалась на уровне 20±1 °С. Длина дня составляла 16 ч, а в одном из опытов — 12 ч. Для освещения были использованы лампы ДРЛФ-400 из расчета 9 шт на 1 м^2 поверхности, которые обеспечивали мощность светового потока на уровне верхних листьев 80 Вт/м^2 ФАР. Оптимизация минерального питания достигалась систематическим поливом растений через каждые 3 ч раствором Кнопа разных концентраций от 5 до 400 % от нормальной. Контрольные растения, по отношению к которым определялся эффект группы, выращивали в изначально равноценных световых условиях и условиях обеспеченности элементами минерального питания и водой. На одно растение при индивидуальном и групповом выращивании приходилось по 2 л корнеобитаемого субстрата — керамзита. В первом случае одно растение выращивали в 2-литровом сосуде, во втором — по 3 растения в 6-литровом сосуде. Каждый вариант включал 10 сосудов по 1 растению и 5 сосудов по 3 растения. Средние индивидуальные отклонения в пределах варианта по всем показателям продуктивности растений составляли при изолированном выращивании 24, при групповом — 16 %. Различия по показателям продуктивности при изолированном и групповом выращивании в большинстве случаев на порядок превышали величину индивидуальных отклонений между растениями в пределах одного варианта.

Для опытов были отобраны сорта яровой пшеницы, отличающиеся гармоничностью развития и отзывчивостью на уровень минерального питания (Селицкая и др., 1984; Селицкая, Усьяров, 1985). Из пяти исследованных сортов яровой пшеницы эффект группы как положительное взаимовлияние растений в сообществе обнаружен у четырех сортов (Ленинградка, Саратовская-29, Диамант и в слабой степени Саратовская-52) (табл. 1). Результаты дисперсионного анализа, выполненного по критерию Фишера, подтверждают достоверность этого заключения. У растений сорта Ленинградка эффект группы наблюдался при всех испытанных концентрациях питательного раствора, у растений сортов Саратовская-29 и Диамант — при концентрациях раствора Кнопа, не превышающих оптимального значения для зерновой продуктивности. У сорта Саратовская-52 эффект имел место только в условиях дефицита минеральных элементов. Для растений сорта Siete Cerros ни при одном из уровней минерального питания не установлено положительного взаимовлияния растений.

Степень взаимодействия растений в элементарной группе вычисляли как отношение значений выбранного теста в условиях группы и в условиях индивидуального произрастания особей. Эффект группы сильнее проявлялся по показателям общей сухой массы и массы зерна, слабее — по коэффициенту размножения, соответствующему числу зерен, полученных с одного растения. Таким образом, все 3 показателя — надземная биомасса растения, число и масса зерен с растения — могут с успехом использоваться для определения характера взаимодействия растений. Следует особо отметить, что с приближением минерального питания к оптимальному уровню, обеспечивающему максимальную зерновую продуктивность, степень положительного взаимовлияния

ТАБЛИЦА 1

Надземная сухая масса, число и масса зерен с одного растения в зависимости от концентрации питательного раствора Кнопа и длины дня при групповом (3) и индивидуальном (1) выращивании растений яровой пшеницы

Сорт	Длина дня, ч	Концентрация раствора	Надземная масса, г			Масса зерна, г			Число зерен		
			1	3	3/1	1	3	3/1	1	3	3/1
Ленинградка	16	0.05	1.2	3.1	2.6	0.4	1.0	2.5	16	36	2.3
		0.2	2.1	11.7	5.5	0.8	3.0	2.8	31	86	2.8
		1.0	4.9	14.4	2.9	1.1	4.0	3.6	42	112	2.6
		4.0	12.0	18.8	1.6	3.0	5.0	1.7	107	147	1.4
Саратовская-29	16	0.05	3.5	9.7	2.8	1.2	3.0	2.5	40	88	2.2
		0.2	7.0	14.4	2.1	2.6	4.6	1.8	75	109	1.5
		1.0	21.8	23.0	1.1	6.4	7.3	1.1	204	200	1.0
		4.0	33.4	14.1	0.4	4.4	2.5	0.6	275	104	0.4
Диамант	16	0.05	2.8	7.4	2.6	1.1	1.8	1.5	38	42	1.1
		0.2	4.0	12.2	3.1	1.4	3.9	2.4	52	115	2.2
		1.0	18.4	17.0	0.9	4.5	3.7	0.8	131	105	0.8
		4.0	23.7	11.6	0.5	2.7	2.9	1.1	84	93	1.1
Саратовская-52	16	0.05	2.4	4.2	1.8	0.9	1.6	1.8	25	39	1.6
		0.2	5.0	4.0	0.8	2.6	1.3	0.5	63	33	0.5
		1.0	9.5	8.2	0.9	3.4	2.9	0.9	90	69	0.8
		4.0	8.9	5.4	0.6	2.8	1.5	0.5	89	50	0.6
Siete Cerros	16	0.05	6.3	2.5	0.4	3.3	1.3	0.4	90	34	0.4
		0.2	12.7	3.1	0.3	6.3	1.6	0.3	146	53	0.4
		1.0	18.6	6.8	0.4	7.9	2.4	0.3	244	66	0.3
		4.0	10.6	3.6	0.3	3.9	1.5	0.4	184	45	0.2
Siete Cerros	12	1.0	28.5	14.3	0.5	14.2	6.6	0.5	381	174	0.5

особей там, где она была обнаружена, ослабевала, приближаясь к единице, означающей нейтральные взаимоотношения растений. Снижение степени выраженности положительного взаимовлияния особей в группе при концентрации питательного раствора, превышающей ее оптимальное значение для получения зерновой продуктивности, свидетельствует о возникновении конкурентной ситуации между особями за другой фактор среды, оказавшийся в дефиците. В данном случае это, по-видимому, свет. Следовательно, наблюдается несовпадение оптимальных условий для реализации эффекта группы и для формирования максимального зернового урожая. При избытке минеральных элементов в растворе растения в ходе вегетации оказывали друг на друга отрицательное влияние, что, по-видимому, было вызвано обострением конкурентной ситуации за свет между особями, сформировавшими значительно бо́льшую листовую поверхность в условиях обеспеченности питательными веществами. В этом случае степень взаимодействия растений оценивалась величиной меньше единицы. Таким образом, эффект группы может быть установлен только в условиях минерального питания, не нарушающих сбалансированность ростового и репродуктивного процессов.

Взаимодействие растений в группе проявляется в основном как стимуляция или торможение ростовых процессов, выражающихся в способности растений куститься и формировать большую или меньшую листовую поверхность. Взаимовлияние особей в элементарной группе по такой характеристике, как число зерен в колосе, выражено слабо и в большинстве случаев лежит за пределами достоверности, о чем свидетельствуют результаты статистического анализа.

В табл. 2 представлены сортовые различия растений яровой пшеницы по их отзывчивости на уровень минерального питания и присутствию эффекта группы. Отзывчивость на уровень минерального питания характеризуется двумя коэффициентами. Первый из них $К_{мин.отз}$ определяется как относительная прибавка выхода зерна с растения при повышении уровня минерального питания от низкого до оптимального значения. Второй коэффициент $К_{мин.уст}$ отражает степень гармоничности развития особи при избыточных дозах питания и рассчитывается как отношение коэффициентов зерновой продуктивности растения в условиях двойной оптимальной концентрации раствора Кнопа и оптимальной концентрации раствора Кнопа. Под коэффициентом зерновой продуктивности понимается отношение веса зерна с растения к его общей сухой надземной массе. Гармоничное развитие при избыточных концентрациях питательных веществ свидетельствует о генетически обусловленной сбалансированности процессов роста и репродуктивного развития. Степень выраженности эффекта группы у разных сортов представлена в трехбалльной шкале. Сорта с положительным эффектом взаимодействия особей при всех концентрациях питательного раствора оцениваются двумя плюсами (Ленинградка). Сорта, у которых эффект группы исчезает при достижении оптимального уровня минерального питания, охарактеризованы одним плюсом (Саратовская-29, Диамант). Сорта, у которых не удалось обнаружить положительного взаимовлияния растений (Siete Cerros) либо оно слабо выражено лишь в условиях сильного голодания (Саратовская-52), обозначены знаком минус.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика сортов яровой пшеницы по коэффициенту отзывчивости на повышение уровня минерального питания $К_{мин.\ отз}$, коэффициенту устойчивости растений к избыточному минеральному фону $К_{мин.\ уст}$ и степени выраженности эффекта группы по ее зависимости от уровня минерального питания

Сорт	$К_{мин.\ отз}$	$К_{мин.\ уст}$	Эффект группы [1]
Ленинградка	0.22	—	++
Диамант	0.40	0.45	+
Саратовская-29	0.96	0.63	+
Саратовская-52	0.42	0.89	—
Siete Cerros	1.33	1.00	—

[1] Объяснение в тексте.

Результаты, приведенные в табл. 2, позволяют заключить, что при отсутствии какой-либо связи между потребностью растений в уровне минерального питания, представленной значением $К_{мин.отз}$, и наличием эффекта группы, существует обратная корреляция между показателем степени гармоничности развития генотипа, определенным по величине $К_{мин.уст}$, и присутствием эффекта группы. Сорта Саратовская-29 и Диамант, обладающие наименьшей величиной показателя гармоничности развития растений, характеризуются достаточной степенью выраженности эффекта группы. Наоборот, у растений сорта Siete Cerros, отличающихся наибольшей степенью сбалансированности ростового и репродуктивного процессов, не обнаружено положительного взаимовлияния в элементарной группе. Следовательно, степень выраженности эффекта группы может в определенной мере характеризовать степень сбалансированности процессов роста и развития при избыточном минеральном питании, присущую генотипу, а по гармоничности развития растений в условиях избыточного минерального фона можно судить о том, насколько присущ данному сорту эффект группы и при каком уровне минерального питания его следует определять.

У сортов с гармоничным типом развития при высоких концентрациях элементов минерального питания в корнеобитаемом субстрате эффект группы может быть обнаружен только в условиях минерального голода. У сортов, для которых характерно нарушение сбалансированности ростового и репродуктивного процессов при избытке минерального питания, эффект группы проявляется в условиях достаточно высокого минерального фона. Все это позволяет заключить, что характер взаимовлияния растений в элементарной группе обусловлен свойствами генотипа. Степень выраженности взаимодействия особей определяется значениями факторов среды, в частности уровнем минерального питания и освещенностью растений.

Исследование влияния актиноритмического фактора на проявление эффекта группы у сорта яровой пшеницы Siete Cerros не выявило улучшения взаимоотношения растений в элементарной группе при оптимизации актиноритмических условий. На 12-часовом дне оно осталось почти в той же степени отрицательным, как и при 16-часовом световом периоде. При этом показатели жизнедеятельности (общая биомасса, масса зерна с растения, коэффициент размножения) на коротком дне выросли в 2—3 раза. Сбалансированность процессов роста и развития в условиях короткого дня сохранялась по-прежнему высокой. Следовательно, присутствие эффекта группы у растений пшеницы сорта Siete Cerros не регулируется актиноритмическим фактором.

Результаты наших опытов показывают, что у сортов типа Siete Cerros не только не выявлен эффект группы, выражающийся в стимуляции ростового процесса, но имеет место активное подавление роста и развития одного индивидуума другим при выращивании их в общей корнеобитаемой среде. Если учесть при этом, что световой режим и уровень минерального питания были изначально выровнены для индивидуально вегетирующего растения и растения в элементарной группе, то остается предположить, что причиной отрицательного взаимовлияния особей в сообществе является какой-то другой тип связи, отличный от исследованной параметрической. По мнению Ю. В. Титова и других исследователей, в основе такого принципиально отличного типа связи, называемого кодовым, лежит взаимодействие биологических полей особей, природа которых может быть химической, электромагнитной, электрической (Scott, Martin, 1962; Титов, 1978). Однако каковой бы ни была природа кодового торможения жизнедеятельности особей в сообществе, ясно, что характер ценотического взаимовлияния индивидуумов в загущенных посевах будет определяться «работой» этого механизма.

У яровой пшеницы можно выделить 2 типа сортов, различающихся по взаимовлиянию растений в загущенных посевах в зависимости от их генотипических особенностей. У сортов, относящихся к первому типу, при высокой плотности стояния растений наблюдался высокий процент выживания особей, но индивидуальная продуктивность растений резко падала. Сорта второго типа отличались низким процентом выживания растений при сохранении в комфортных условиях минерального питания индивидуальной продуктивности, характерной для ценотического оптимума. Мы предполагаем, что взаимовлияние особей в плотном ценозе первого типа определяется «работой» того самого механизма торможения роста и развития, который обнаружен у генотипа Siete Cerros в элементарной группе. Взаимодействие особей в загущенных ценозах второго типа является следствием эффекта группы на ранних этапах онтогенеза, проявляющегося во взаимостимуляции ростовых процессов и приводящего к возникновению усиленной конкуренции особей за свет в последующие периоды развития растений. Наивысшим выражением такой конкуренции является самоизреживание загущенных посевов у сортов типа Саратовская-29.

В условиях агрофитоценозов эффект группы в чистом виде практически не выявляется, так как густота стояния растений, рекомендуемая для получения максимальных урожаев с единицы площади посевов, создает условия для конкурентной ситуации на ранних этапах развития растений и тем самым исключает проявление положительного взаимовлияния растений в его классическом понимании. Повышенная устойчивость групп растений к биотическим факторам среды, которую иногда относят к явлению группы (Завадский, 1968), имеет экзогенную природу, а не определяется свойствами генотипов (Титов, 1978). Тем не менее мы полагаем, что выраженность эффекта группы, присущую генотипу, следует учитывать в селекционной работе на этапе размножения селекционного материала для отбора. Характер взаимодействия растений в разреженных посевах, используемых для этой цели, в зависимости от степени выраженности эффекта группы будет определять оптимальную густоту посева для выявления потенциальной продуктивности генотипа. При отсутствии выраженного эффекта группы у генотипа при достаточно высоком уровне минерального питания, по-видимому, следует отбирать наиболее потенциально продуктивные растения в условиях, идентичных изолированному выращиванию, т. е. при такой степени разреженности, когда конкурентное взаимодействие растений практически исключено. В том случае, когда генотипу присуще положительное взаимовлияние растений в сообществе при рекомендуемом минеральном фоне, отбор эффективней вести в посевах такой разреженности, которая моделирует условия существования элементарной группы.

Второй стороной использования в практических целях эффекта группы может быть определение устойчивости сорта к избытку минеральных удобрений по степени выраженности положительного взаимовлияния растений в сообществе при достаточно высоком уровне минерального питания.

Предварительная оценка сортов яровой пшеницы по характеру взаимовлияния особей в элементарной группе может дать ценную информацию о реакции растений в посевах различной плотности, необходимую для создания интенсивной сортовой технологии возделывания яровых пшениц, а также для целей программирования урожая с учетом уровня минерального питания и генотипических особенностей растений.

ЛИТЕРАТУРА

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с. — *Селицкая И. В., Ковеня С. В., Усьяров О. Г.* Исследование физиологических характеристик, определяющих отзывчивость сортов яровой пшеницы на уровень минерального питания. — Докл. ВАСХНИЛ, 1984, № 12, с. 7—9. — *Селицкая И. В., Усьяров О. Г.* О реакции сортов яровой пшеницы на уровень минерального питания. — С.-х. биология, 1985, № 7, с. 48—50. — *Синягин И. И.* Площади питания растений. М.: Россельхозиздат, 1975. 383 с. — *Сукачев В. Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. — Сообщ. Ин-та леса, 1953, № 1, с. 5—44. — *Титов Ю. В.* Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с. — *Харпер Дж.* О некоторых подходах к изучению конкуренции растений. — В кн.: Механизм биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 11—54. — *Harper J. L.* A Darwinian approach to plant ecology. — J. Ecol., 1967, vol. 55, N 2, p. 247—270. — *Knapp R.* Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Stuttgart-Hohenheim, 1954, Bd 1. 202 S. — *Rennie J. C.* Some effects of competition and density of plants on dry weight produced. — An. Bot., 1974, vol. 38, N 158, p. 1003—1012. — *Röhrig H.* Über die gegenseitige Beeinflussung der höheren Pflanzen. — Forstarchiv, 1964, Bd 35, Hf 2, S. 68—77. — *Zarzyski K.* Obecny stan badan had konkurencja roslin wyrszych. (Czec. 1). — Ekologia Polska. Ser. B, XI, 1965a, N 2, S. 107—123. — *Zarzyski K.* Obecny stan badan had konkurencja roslin wyrszych (Czec. 2). — Ekologia Polska. Ser. B, XI, 1965b, N 3, S. 195—210.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 25 XII 1986.

УДК 581.9 (571.61)

Н. Н. Стецура, В. Б. Куваев

ГЕОБОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРЕБТА ТУКУРИНГРА (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ) НА ЛАНДШАФТНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

N. N. STETSURA, V. B. KUVAYEV, GEOBOTANICAL CHARACTERISTICS OF THE TUKURINGRA MOUNTAIN RANGE (THE AMUR REGION) ON THE LANDSCAPE-GENETIC BASIS

Дана геоботаническая характеристика хр. Тукурингра с использованием ландшафтно-генетической классификации растительности. В пределах ландшафтов охарактеризованы генетические ряды: 1) горно-тундровый ландшафт — ряды тундр лишайниковых, тундр кустарничковых; 2) подгольцовый — ряды кедровостланичников, ельников аянских; 3) ландшафт нагорных плато — ряд лиственничников; 4) южных склонов верхней части лесного пояса — ряд ельников аянских; 5) северных склонов — ряд ельников аянских; 6) южных склонов нижней части лесного пояса — ряды лиственничников и сосняков; 7) долин — ряды ельников аянских, ельников из ели корейской, сосняков. В связи с природными условиями данного ландшафта рассматривается своеобразие состава и динамических процессов в растительных сообществах, сменяющихся в рядах.

Хребет Тукурингра (север Амурской обл.) образован средневысотными горами, восточная часть которых рассекается в широтном направлении долиной Зеи, в долготном — долиной Гилюя (рис. 1). Обе долины затоплены водохранилищем Зейской ГЭС. Исследование влияния искусственных водоемов на природные экосистемы — важная научная проблема, тем более интересно изучение влияния водохранилищ в зонах с экстремальными природными условиями.[1]

Для познания и прогнозирования влияния водохранилища в условиях Зейского заповедника необходимо прежде всего изучить естественную динамику с тем, чтобы в будущем более объективно отделить ее от динамики, вызванной антропогенными влияниями. Поставленная задача предопределяет необходимость использования генетических классификаций; решение этих задач с применением статических классификаций затруднено. Это видно на примере ранее произведенной классификации растительности хр. Тукурингра (Флора. . ., 1981), в которой сообщества, имеющие разное происхождение и динамику, объединяются в один синтаксон по эдификатору. В случае лиственничников это привело к тому, что коренные (подтаежные, южно-, средне-, северотаежные и подгольцовые) и производные (от ельников с *Picea koraiensis* или *P. ajanensis*) лиственничники отнесены к одной формации, что совершенно не дает представления о главных вопросах, интересующих специалистов, — о происхождении и современной динамике, впрочем, как и о разнообразии состава этих насаждений.

В последнее время при классификации растительности большое внимание уделяют ландшафтному подходу (Исаченко, 1956; Лукичева, 1972; Протопопов, 1980; Dijkema, 1980; Radke, 1980, и др.). Однако сам по себе он еще не может способствовать поискам объективных ответов на все вопросы, ставящиеся перед современными классификациями, если при этом не решаются проблемы генезиса растительности. Более соответствует решению такой задачи ландшафтно-ботаническая классификация одного из авторов (Куваев, 1966, 1968): она сочетает ландшафтный и динамический подходы и предназначена для клас-

---

[1] Характеристику природных условий района см.: В. Б. Куваев, Н. Н. Стецура (1983, 1985).

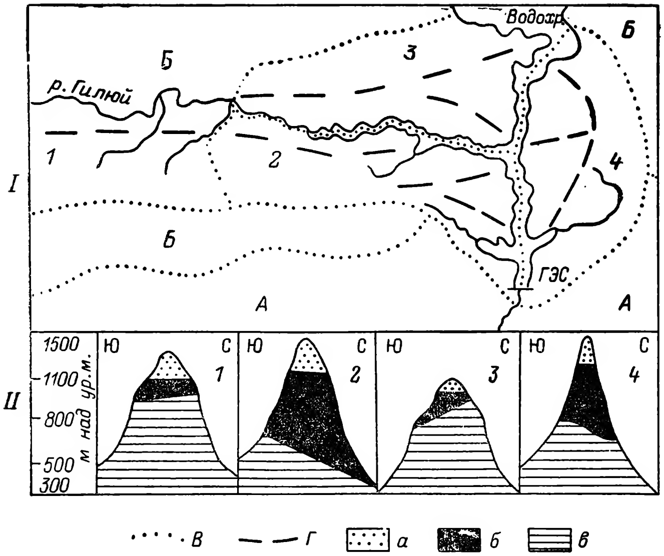


Рис. 1. Схема района исследования и распределения растительного покрова на его территории.

I — территориальные выделы: *А* — южные светлохвойные леса предгорных равнин и межгорных понижений, *Б* — среднетаежные леса, *В* — границы округов, *Г* — направления основных водораздельных хребтов; *1* — Верхнегилюйский горный геоботанический округ, *2* — Нижнегилюйский, *3* — Северогилюйский, *4* — Восточногилюйский. *II* — поясные выделы: *а* — пояс горно-тундровых и подгольцовых сообществ, *б* — пояс темнохвойных лесов, *в* — светлохвойных.

сификации растительности в пределах крупных областей. Для изучения растительности сравнительно небольших территорий нами применяется ландшафтно-генетическая классификация (Стецура, 1983б, 1984а), разработанная на основе ландшафтно-ботанического подхода. В основе наших представлений лежит понимание типа леса как части биогеоценоза, включающего растительность и среду обитания как разные стороны единого явления (Сукачев, Зонн, 1961). Смена типов происходит как в результате непрерывного изменения среды (гологенез в широком понимании, вызывающий перестройку растительных сообществ и формирование новых, более полно отвечающих изменившимся условиям), так и в результате средообразующей деятельности самих сообществ (экогенез). Концепция биогеоценоза была сопоставлена с концепцией экосистемы и признана рядом геоботаников и лесоведов наиболее удачной для целей классификации лесов (Долуханов, 1957; Daubenmire, 1960; Смагин, 1965, 1980, и др.).

За исходную единицу мы приняли ассоциацию, приравненную к типу леса, объединяющую конкретные фитоценозы сходного состава и строения, которые произрастают на почвах одного типа и сходного направления почвообразования и имеют единое происхождение. Ассоциации объединяются в группы, последние — в генетические ряды для коренных сообществ (ср. экологические ряды, Алехин, 1923—1924; эколого-генетические ряды, Дохман, 1936; Куваев, 1968) и экологические (эколого-фитоценотические; ср. также серийные ряды, Карамышева, 1961; Куваев, 1968) — для производных.

Генетический ряд представляет совокупность коренных ассоциаций с подчиненными им производными сообществами, закономерно сменяющими друг друга во времени в процессе естественного развития. Эти ряды можно рассматривать и как экологические, ибо распространение элементов сукцессионного комплекса в пространстве обычно повторяет их последовательность во времени (Clements, 1916). Деление генетических рядов на естественные (формирующиеся под влиянием изменений среды) и производные (формирующиеся под влиянием антропогенных факторов) ранее производилось Б. П. Колесниковым (1947).

Принцип рядов плодотворно применялся многими американскими, западноевропейскими и отечественными ботаниками, в том числе при изучении растительности Дальнего Востока, Южной Сибири и Якутии (Колесников, 1947; Смагин, 1965, 1980; Куваев, 1966, 1968; Назимова, 1980; Ильинская, 1980; Стецура, 1983в, 1984а; Куваев, Стецура, 1983, 1985). Совокупность генетических рядов на данной территории образует ландшафт — генетически единую территорию с однородным геологическим фундаментом, однотипным рельефом, общим климатом и единообразным сочетанием биогеоценозов, в том числе растительности (Лукичева, 1972; Radke, 1980; ЧЭС, 1980). Геоботаническая характеристика, представляющая «лицо» ландшафта, может использоваться для выделения геосистемных районов: классификационные приемы находят выход в районировании (Куваев, 1968; ЧЭС, 1980).

Всего нами выделено 7 ландшафтов, включающих 12 генетических рядов. В эколого-генетическом смысле большинство их — криогенные ряды. Названия рядов даются по наиболее характерным сообществам, отвечающим оптимальным экологическим условиям в пределах ряда.

Для характеристики растительности использовано около 1000 описаний, сделанных в 1977—1985 гг. по методике В. Н. Сукачева и С. А. Зонна (1961) с небольшими изменениями. Около 250 описаний произведено на постоянных пробных площадях. При изучении смен использовались методы, изложенные В. Д. Александровой (1964). Мы учитывали как естественные, так и антропогенные смены и демутации.

Горнотундровый ландшафт

(1100—1400 м над ур. м.)

Сообщества ландшафта развиваются на ветробойных отрогах хребта, по наиболее приподнятым вершинам его водораздельной части и на вершинах отдельных высоких сопок. Здесь сформировались подбуры, сменяемые на менее дренированных участках оподзоленными подбурами, затем мерзлотно-торфянистыми почвами (Флора. . ., 1981). Формирование горно-тундровых сообществ может идти различными путями.

Генетический ряд тундр лишайниково-моховых. Эти тундры формируются на поверхностях, сложенных грубообломочным материалом. На первых этапах освоения субстрата развиваются алекториевые тундры (*Alectoria ochroleuca*, *Nephroma arcticum*, *Parmelia sulcata* и др.), сменяемые по мере развития биогеоценозов цетрариевыми тундрами (*Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. laevigata*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum* и др.). Смена лишайниковой тундры зеленомошной определяется разрастанием зеленых в первую очередь влаголюбивых мхов (*Aulacomnium* spp., *Climacium dendroides*, *Dicranum angustum*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. uncinatus*). В верхних ярусах зеленомошной тундры — отдельные кусты *Duschekia fruticosa*, *Pinus pumila*, угнетенные, низкорослые деревца *Larix gmelinii*, *Picea ajanensis*; хорошо представлена *Betula divaricata*. В нижних ярусах — *Arctous alpina*, *Carex falcata*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и др.

С увеличением мощности торфянистого слоя замедляется прогревание почвы, уровень мерзлоты и грунтовых вод поднимается — это способствует формированию сфагновых тундр. В верхнем разреженном ярусе — в основном те же виды, что и в зеленомошной тундре; поверхность обычно бугристая, это обусловлено главным образом пучением почв, обычно сопровождающим образование сфагновых болот. На повышениях изредка встречаются *Betula divaricata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rhododendron aureum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, в понижениях обычны *Carex globularis*, *C. limosa*, *Eriophorum humile*, *Scirpus maximowiczii*; в моховом покрове наиболее обильны *Aulacomnium turgidum*, *Sphagnum aongstroemii*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*.

Ряд тундр кустарничковых. Второй путь формирования горных тундр начинается на щебнистых почвах. Начальную стадию представляют кустарничковые тундры с преобладанием *Arctous alpina*, *Cassiope ericoides*, *Diapensia obovata*, *Empetrum nigrum* s. l., стелющихся ив, низкорослой *Betula divaricata*. Накопление грубого органического вещества в почве (чему способствуют мерзлота, низкая температура, слабое испарение с поверхности) вызывает разрастание лишайников, что в свою очередь приводит к дальнейшему ухудшению гидротермических условий почвы. Так формируются диапенсиево-, кассиопейно-, шикшево-, арктоусово-, бруснично-, багульниково-цетрариевые сообщества. При дальнейшем ухудшении гидротермических условий лишайники и мхи умеренно влажных экотопов сменяются более влаголюбивыми (*Aulacomnium* spp., *Climacium dendroides*, *Polytrichum alpestre*, *Cetraria islandica* и др.). С разрастанием мхов начинается формирование зеленомошной тундры, где эдификатор *Aulacomnium turgidum*, затем долгомошной тундры — эдификатор *Polytrichum piliferum*, обильны *Aulacomnium turgidum*, *Orthodicranum montanum*, наконец, сфагновой тундры, где доминируют *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*. Евтрофный тип заболачивания в ландшафте практически отсутствует. Описанный процесс в общем согласуется с приведенными как для других районов, так и близлежащих территорий (Тыртиков, 1978; Пьявченко, 1980; Сочава, 1980; Караваева, 1982). Он может прерываться пожарами или в связи с улучшением дренированности, увеличением воздействия на приподнявшуюся поверхность агентов снежной, ветровой и водной денудации; торфонакопление сменяется разложением и минерализацией торфяной массы (Пьявченко, 1980; Караваева, 1982).

Подгольцовый ландшафт

(1100—1400 м над ур. м.)

Водораздельная поверхность верхнего пояса гор, где получила развитие растительность ландшафта, имеет волнистые очертания с отдельными пологосклоновыми возвышенностями. В районе исследования ее ширина составляет от 0.2 до 2.5 км, общая протяженность — не менее 35 км. Здесь распространены скелетные почвы, подбуры, иллювиально-гумусовые подзолы, сменяемые торфянистыми иллювиально-гумусовыми, затем мерзлотно-торфянистыми (Ильинская, Брысова, 1965; Флора. . ., 1981). Условия для древесной растительности неблагоприятны, что вызвано застоем вод, близко залегающей мерзлотой, незначительностью снежного покрова и его неравномерным распределением, коротким вегетационным периодом и особенно жесткостью погоды. Сообщества ландшафта сочетают в себе горно-тундровые и горно-лесные элементы, являясь буферными на границе лесного и тундрового поясов.

Ряд кедровостланичников с *Pinus pumila*. Ряд начинается кедровниковыми лиственничниками (с *Larix gmelinii*) или кедровниковыми каменноберезняками (с *Betula lanata*). Состав лиственничников 8Лд2Еа,[2]

---

[2] В тексте применяются сокращения: СППС — сумма площадей поперечного сечения (в литературе обозначаемая также индексом G); Еа — ель аянская *Picea ajanensis*; Ек — ель корейская *P. koraiensis*; Лд — лиственница даурская (л. Гмелина) *Larix gmelinii*; Со — сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*; Тм — тополь Максимовича *Populus maximowiczii*; Тд — т. душистый *P. suaveolens*; Ос — осина Давида *P. davidiana*; Чз — чозения *Chosenia arbutifolia*; Оп — ольха пушистая *Alnus hirsuta*; Бп — береза плосколистная *Betula platyphylla*; Бч — б. черная (б. даурская) *B. davurica*; Бк — б. каменная *B. lanata*; Дм — дуб монгольский *Quercus mongolica*; Рс — рябина сибирская *Sorbus sibirica*; Ра — р. амурская *S. amurensis*; Ла — липа амурская *Tilia amurensis*; Ис — ива сердцелистная *Salix cardiophylla*. Названия таксонов выверены по А. В. Домбровской, Р. Н. Шлякову (1967), С. К. Черепанову (1981).

СППС 3—10 м^2; в нижних ярусах — *Pinus pumila*, *Betula divaricata* (cop.$_3$), *Rhododendron parvifolium*, *Sambucus sibirica*, *Sorbaria pallasii* (sp.—cop.$_1$), *Vaccinium uliginosum*, *Agrostis trinii*, *Arctous alpina*, *Ledum* spp. (sp.—cop.$_1$) и др. В дальнейшем эти лиственничники сменяются кедровостланичниками, что в целом согласуется с имеющимися данными (Тихомиров, 1946б; Куренцова, 1973). Состав каменноберезняков 10Бк, СППС 3—10 м^2; в нижних ярусах — *Pinus pumila* (cop.$_3$), *Betula divaricata*, *Duschekia fruticosa*, *Rosa acicularis*, *Rubus sachalinensis*, *Juniperus sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex globularis*, *Ledum decumbens* (cop.$_1$—cop.$_3$), *Empetrum nigrum* s. l., *Hedysarum branthii* (sol.—sp.) и др. Как и лиственничники, это коренные сообщества, но по мере развития они могут сменяться кедровостланичниками или ельниками; направление смен хорошо видно по состоянию возобновления — наличию или отсутствию подроста ели. Такая тенденция присуща большинству подгольцовых каменноберезняков Дальнего Востока (Тихомиров, 1946б; Манько, Ворошилов, 1977). Далее в ряду следуют лишайниковые кедровостланичники (сомкнутость 0.6—0.8), верхний ярус которых образуют *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa* (cop.$_3$), *Betula divaricata*, *Salix sphenophylla*, *Sorbaria pallasii*; в травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* s. l., *Ledum* spp. (cop.$_1$—cop.$_3$), в моховолишайниковом — *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria chrysantha*, *C. laevigata*, *Cladina* spp. (cop.$_1$—cop.$_3$). С внедрением и разрастанием под пологом кедровника типично лесных мхов умеренно влажных экотопов (*Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*) начинается формирование зеленомошного кедровостланичника. По мере увеличения мощности слоя мхов и торфа сюда проникают более требовательные к влаге *Aulacomnium* spp., *Ledum palustre*, *Polytrichum* spp., *Rhododendron aureum*, *Rubus chamaemorus*, *Climacium dendroides*, затем сфагны. Формируются долгомошный, потом сфагновый кедровостланичник. В ходе дальнейшего смыкания полога кедровника происходит последовательное обеднение состава нижних ярусов. При максимальной сомкнутости сфагны вытесняются, формируются мертвопокровные кедровостланичники. По Б. А. Тихомирову (1946а), кедровостланичники развиваются по замкнутому циклу, возвращаясь через самоизреживание от мертвопокровных к лишайниковым.

Ряд ельников аянских. Как и первый, этот ряд начинается кедровниковыми каменноберезняками, сменяемыми зеленомошными ельниками из *Picea ajanensis*; состав 8Еа2Лд, СППС 6.1—9.8 м^2; в нижних ярусах — кедровник (cop.$_3$), *Betula divaricata*, *Duschekia fruticosa* (cop.$_1$—cop.$_3$), *Rubus sachalinensis*, *Rhododendron aureum*, *Sambucus sibirica*, *Sorbaria pallasii* (sp.), *Artemisia lagocephala*, *Diplazium sibiricum*, *Lycopodium*, *annotinum*, *Streptopus streptopoides* (sol.—sp.), *Hylocomium splendens* (cop.$_3$—soc.), *Aulacomnium* spp., *Polytrichum alpestre*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum* spp. (sp.—cop.$_1$). По мере увеличения мощности торфянистой почвы насаждения переходят в долгомошный ельник, затем сфагновый (Куваев, Стецура, 1983; Стецура, 1984а). Сфагновые ельники довольно устойчивы, так как ель способна образовывать придаточные корни, но когда слой мха и торфа достигает большой мощности (что препятствует возобновлению ели), они могут смениться сфагновыми болотами; с началом смены снижается жизненность ели, ее популяция становится регрессивной.

Ландшафт нагорных плато
(500—1150 м над ур. м.)

Плоские обширные поверхности обычны на вершинах изолированных массивов. Здесь развились подбуры, на менее дренированных участках — иллювиально-гумусовые подзолы и мерзлотно-торфянистые почвы (Флора. . ., 1981). Континентальность климата и сухость воздуха способствовали формированию здесь северотаежных лиственничников. Они наиболее представлены в центральной части хребта (район с. Золотая—г. Джуваскит).

Ряд лиственничников. Начальное звено ряда — лишайниковые лиственничники из *Larix gmelinii*. Состав 10Лд+Со, Бп, СППС 8.1—16.4 м^2. В нижних ярусах — *Pinus pumila*, иногда *Rhododendron dauricum*, *Betula divaricata*, *Juniperus sibirica*, *Salix caprea*, *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), *Ledum* spp., *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex vanheurckii*, *Pedicularis labradorica* (sol.—sp.), *Cetraria laevigata*, *Cladina* spp., *Cladonia gracilis* (до 35 %) и др. После пожаров эти лиственничники сменяются брусничными или багульниковыми — пирогенными трансформациями лишайниковых лиственничников, — или брусничными березняками из *Betula platyphylla*. Если после пожаров происходит существенное изменение экологических условий, что особенно связано с протаиванием мерзлых грунтов, то формируются зеленомошные лиственничники; они могут образовываться и при естественных экогенетических сменах, общих для района исследования. В кустарниковом ярусе при этом разрастается *Betula divaricata* (cop.$_3$), в травяно-кустарничковом — *Ledum* spp., *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), *Carex globularis* (cop.$_1$—cop.$_2$), в моховой синузии — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* (cop.$_3$), *Abietinella abietina* (cop.$_1$—cop.$_2$) и др. С обеднением состава нижних ярусов начинается формирование сфагновых лиственничников. Господство в кустарниковом ярусе при этом захватывают *Betula divaricata*, *Duschekia fruticosa*, в травяно-кустарничковом — *Ledum* spp., в напочвенном — сфагны. Насаждения изреживаются.

Ландшафт южных склонов верхней части лесного пояса

(700—1350 м над ур. м.)

Южные склоны, где сформировалась растительность ландшафта, подвергаются интенсивной денудации; отсюда наличие на их поверхности глыб и более мелкого обломочного материала, щебня, мелкозема, перекрытых маломощными торфянистыми иллювиально-гумусовыми почвами под зеленомошными ельниками и мерзлотно-торфянистыми под сфагново-зеленомошными. Под лесами с неразвитым моховым покровом образовались оподзоленные подбуры (Готванский, 1968; Флора. . ., 1981). Условия благоприятны для развития ельников — коренной формации ландшафта.

Ряд ельников аянских начинается гилокомиевыми ельниками из *Picea ajanensis* — исходной ассоциацией еловых лесов (Васильев, 1946). Состав 10Еа, СППС 28—32.6 м^2, подлесок почти не выражен, из мелкотравья и кустарничков обильны лишь *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis* (cop.$_1$), в моховой синузии — *Hylocomium splendens* (soc.), *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* (sp.—cop.$_1$) и др. При нарастании мохового покрова, сопровождающемся ухудшением гидротермического режима почвы, формируются гипновые ельники. С началом смены разрастаются мелкотравье, кустарнички, требовательные к влаге мхи; мерзлота поднимается ближе к поверхности, в отдельных местах выходят грунтовые воды. Подлесок почти не выражен, в травяно-кустарничковом ярусе хорошо представлены лишь виды нижнего подъяруса: *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella* (cop.$_1$—cop.$_2$). В моховой синузии господствуют более требовательные к влаге *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (cop.$_3$), заметны *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii* и др. (sp.—cop.$_1$), хорошо выделяется *Sphagnum girgensohnii*, куртины которого наползают на зеленые мхи. В дальнейшем все более разрастаются сфагны — формируются сфагново-зеленомошные ельники; не исключено, что позже могут образоваться сфагновые ельники (Шумилова, 1962; Кабанов, 1977; Keith, Viereck, 1981).

Небольшими участками встречаются вейниковые и мелкотравные ельники — пирогенные трансформации гипновых ельников; широко распространены производные сообщества — брусничные, зеленомошные лиственничники из *Larix gmelinii*, березняки из *Betula platyphylla* и осинники из *Populus davidiana*; мертвопокровные, вейниковые, брусничные и зеленомошные каменноберезняки из *Betula lanata*. Сейчас здесь происходят интенсивные процессы восстановления коренных сообществ (Куваев, Стецура, 1983; Стецура, 1983а, б, 1984а, б), о чем свидетельствуют состав возобновления, где резко преобладает ель, а также состав нижних ярусов, где чаще господствует таежное мелкотравье и кустарнички, разрастаются мхи, обычные в ельниках.

Ландшафт северных облесенных склонов
(300—1350 м над ур. м.)

Северные склоны покрыты глыбовыми осыпями осадочных пород. Крутизна склонов 35—40° (до 70°). Они скованы мерзлотой, выстланы подбурами под лесами с неразвитым моховым покровом и иллювиально-гумусовыми подзолами под лесами с выраженным моховым покровом; конечная стадия тех и других почв — мерзлотно-торфянистые почвы (Готванский, 1968; Флора. . ., 1981).

Ряд ельников аянских. Аянские ельники встречаются по всему профилю в пределах ландшафта, в верхней части большими участками, в нижней — фрагментами; причиной такого распределения является пирогенный фактор. Ельники размещаются на почти не затронутых процессами выветривания крупноглыбистых осыпях; мелких камней, щебня практически нет. Особенности субстрата обусловили своеобразие строения этих ельников (Куваев, Стецура, 1983; Стецура, 1983б, в, 1984б); здесь необходимо выделение специфичных групп ассоциаций. Нами отмечены петрофитно-зеленомошные, петрофитно-моховые и петрофитно-сфагновые ельники.

Состав петрофитно-зеленомошных ельников 10Еа, СППС 47—58 м². Деревья угнетены, покрыты мхами *Leucodon* spp., *Neckera pennata*, *Hedwigia ciliata*; кустарниковый, травяно-кустарничковый ярусы практически не выражены — единичны *Pinus pumila*, *Sorbaria pallasii*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Gymnocarpium robertianum*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola incarnata*, *Streptopus streptopoides*. Под неглубоким слоем мха и торфа почти голые камни; моховой покров, бугристый за счет подстилающей породы, образован *Hylocomium splendens* (soc.), *Sphagnum girgensohnii* ($cop._1$), *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* (sp.). После пожаров такие ельники не дают пирогенных модификаций и гибнут; на их месте возникают осыпи.

С развитием насаждений, увеличением мощности мохового покрова и торфянистой почвы ухудшаются гидротермические условия, разрастаются сфагны и другие требовательные к влаге мхи; формируются петрофитно-моховые (сфагново-зеленомошные) ельники. Толщина мха с отмершей частью в них достигает 80 см, но в верхних ярусах существенных изменений не наблюдается, увеличивается лишь обилие отдельных видов. По мере ухудшения гидротермических условий повышается уровень мерзлоты, залегающей не глубже 30—50 см даже в конце лета; господство переходит к сфагнам.

Петрофитно-сфагновые ельники встречаются на склонах любой крутизны по всему профилю в пределах ландшафта, но очень редки. Их состав 10Еа, СППС 25—27.5 м². В кустарниковом ярусе — *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa* ($cop._1$—$cop._2$); в травяно-кустарничковом — *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex sordida* ($cop._3$), *Ledum hypoleucum* (sp.). Моховой покров с отмершей частью — до 1 м (*Sphagnum girgensohnii* — soc., *S. fimbriatum*, *S. magellanicum* и др. — sp.—$cop._1$; зеленые мхи). Но чаще встречаются редкостойные сфагновые ельники с СППС не более 10—12 м²; видовой состав их нижних ярусов богаче, важен *Ledum hypoleucum*.

В ландшафте широко представлены лиственничники (с *Larix gmelinii*) — рододендроновые, брусничные, багульниковые, зеленомошные, реже моховые и сфагновые. Часто встречаются рододендроновые, брусничные, багульниковые и зеленомошные березняки из *Betula platyphylla*, зеленомошные каменноберезняки из *Betula lanata*. Последние включают ассоциации с различной экологической амплитудой и разным составом мелкотравья и кустарничков. Видовой состав их подчиненных ярусов указывает на тесную связь с темнохвойными лесами, а вместе с составом возобновления — на разную интенсивность восстановительных процессов (ярко выраженных в верхней части профиля, приглушенных пожарами в нижней).

Ландшафт южных склонов нижней части лесного пояса
(300—700 м над ур. м.)

Сообщества ландшафта приурочены к крутым (20—30°) каменистым склонам с бурыми лесными почвами, развивающимися по типу буроземо- и подзолообразования. Из-за низкой интенсивности разложения опада в почве накапливается грубое органическое вещество; развиваются процессы оподзоливания, нарастает застойное увлажнение, ухудшаются тепловые свойства и падает минеральное богатство почвы. Это сопровождается бореализацией сообществ, что связано и с общей климатической обстановкой в Приамурье, неблагоприятной для неморальных видов (Ильинская, Брысова, 1965; Удра, 1968), а также с поднятием местности и выполаживанием склонов. В последнее время важным фактором, определяющим порядок смены ассоциаций в рядах, является водохранилище Зейской ГЭС.

Ряд лиственничников. Он начинается леспедецевыми дубняками из *Quercus mongolica*, небольшие куртины которых сохранились в крайней южной части хребта по берегу водохранилища. Состав $\frac{\text{ед. Лд, Ос, Со, Бп}}{\text{7Дм3Бч}}$,[3] СППС 8.2—16.3 м^2. В нижних ярусах — *Lespedeza bicolor* (cop.$_3$), *Rhododendron dauricum*, *Berberis amurensis*, *Spiraea sericea* (sol.—sp.), *Iris uniflora*, *Potentilla fragarioides*, *Vicia* spp. (cop.$_1$—cop.$_2$), *Veronica sibirica* (sp.) и др. В целом в районе идет замена дубняков сложными насаждениями (Ильинская, Брысова, 1965; Удра, 1968, 1972), определяемая вековыми сменами. Но в последнее время начался процесс более быстрого преобразования. Под влиянием водохранилища выпадает *Lespedeza bicolor* (на одном из стационаров за 7 лет — с cop.$_3$ до sp.), внедряется подрост хвойных пород, что связано с ухудшением гидротермического режима почв. Леспедецевые дубняки переходят в разнотравные, далее в сложные лиственничники, которые встречаются небольшими участками. Их состав $\frac{\text{7Лд2Бп1Ос+Со}}{\text{10Бч+Ла}}$, СППС 18.2—32 м^2. В нижних ярусах — *Rhododendron dauricum*, *Sambucus sibirica*, *Spiraea sericea* (sp.—cop.$_1$), *Adenophora sublata*, *Aster tataricus*, *Atragene macropetala*, *Convallaria keiskei*, *Cypripedium guttatum* и другие (sp.—cop.$_1$). В отличие от дубняков здесь хорошо представлены таежное мелкотравье и кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium* и другие растения (sol.—cop.$_1$). При естественном развитии они сменяются неморально-рододендроновыми лиственничниками: состав их $\frac{\text{8Лд2Бп}}{\text{ед. Бч}}$, СППС 17.3—27.1 м^2; в нижних ярусах — *Rhododendron dauricum* (cop.$_3$), *Rosa davurica*, *Sambucus sibirica*, *Schisandra chinensis* (sp.—cop.$_1$), *Aconitum* spp., *Aster tataricus*, *Thalictrum contortum* (sp.—cop.$_1$), *Artemisia tanacetifolia*, *Lathyrus humilis*, *Vicia pseudorobus* и другие виды (cop.$_1$—cop.$_2$). Дальнейшая бореализация происходит при переходе к рододендроновым лиственничникам (состав 6Лд3Бп1Ос; СППС 13—32 м^2, в нижних ярусах доминируют *Rhododendron dauricum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex vanheurckii*); брусничным (состав 5Лд4Бп1Ос; СППС 16—36.1 м^2, в нижних ярусах доминируют *Duschekia fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorffii*), затем к багульниковым лиственничникам (состав 5Лд5Бп+Ос; СППС 16.6—25.4 м^2, в нижних ярусах — те же *Duschekia fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorffii*, а также *Ledum* spp.). В склоновых сообществах у водохранилища тенденция к бореализации, определяемая вековыми сменами, сталкивается с противоположной тенденцией, определяемой влиянием водохранилища: происходит обогащение ряда сообществ неморальными видами, формирование неморализованных лесов.

---

[3] В числителе приведены данные по породам верхнего подъяруса древостоя, в знаменателе — нижнего.

В данный генетический ряд мы включаем экологические ряды осинников с *Populus davidiana* (разнотравных и брусничных), березняков с *Betula platyphylla* (разнотравных, брусничных и багульниковых), черноберезняков с *Betula davurica* (леспедецевых и разнотравных), рододендроновых дубняков с *Quercus mongolica*, являющихся производными сообществами. Большая часть описываемого района хребта включена в заповедник, и в ней длительное время не было пожаров; поэтому здесь идут интенсивные восстановительные процессы.

Ряд сосняков. Сосняки из *Pinus sylvestris* встречаются небольшими участками в крайне восточной части хребта. Представлены сообщества: сложные — состав $\frac{8\text{Со1Лд1Ос}}{6\text{Бч4Дм}}$, СППС 22—30 м^2, в нижних ярусах доминируют *Artemisia integrifolia*, *A. tanacetifolia*, *Convallaria keiskei*, *Fragaria orientalis*, *Vicia* spp.; неморально-рододендроновые — состав 9Со1Лд+Ос, СППС 25—32 м^2, доминанты нижних ярусов *Rhododendron dauricum*, *Spiraea flexuosa*, *Artemisia* spp., *Vicia* spp., *Lathyrus* spp., *Convallaria keiskei* и другие; рододендроновые — состав 6Со4Лд; СППС 20—25 м^2, в нижних ярусах — *Rhododendron dauricum*, *Spiraea media*, *Artemisia tanacetifolia*, *Calamagrostis sugawarae*; брусничные — состав 5Со5Бп, СППС 18.9—27.6 м^2, в нижних ярусах — *Vaccinium vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola incarnata*.

Долинные ландшафты

Хребет покрыт густой сетью долин. Неширокие долины характеризуются повышенной влажностью воздуха и почв, что благоприятствует формированию ельников. В широких долинах повышаются континентальность климата, сухость воздуха, что наряду с экогенезом определяет смену ельников лиственничниками (Стецура, 1984б). Аллювиальные почвы сменяются на более высоких террасах буроземами иллювиально-гумусовыми, затем буроземами мерзлотно-торфянистыми (Флора. . ., 1981).

Ряд ельников аянских. Формирование сообществ долин обусловлено экогенезом и гологенезом. Влияние последнего особенно проявляется на первых и заключительных этапах развития растительности долин, в процессе поднятия поверхности поймы и террас и изменения климата при расширении долин. Ряд начинается первичными травяно-моховыми сообществами галечников, образованными *Calamagrostis langsdorffii* (cop.$_1$—cop.$_3$), *Aconitum volubile*, *Carex sordida*, *Equisetum pratense*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и другими видами (sol.—cop.$_1$), затем лугами из *Calamagrostis langsdorffii* (cop.$_3$—soc.).[4] У мощных наледей господствует *Drepanocladus uncinatus*. Обычно в первичных группировках представлен подрост всех пород, распространенных в долинах. В дальнейшем здесь развиваются ивняки кустарниковые из *Salix abscondita*, *S. schwerinii*, *S. udensis*, реже ивняки зеленомошные, а затем тополевники и чозенники.

---

[4] В настоящее время в связи с затоплением наиболее обширных участков речных долин луговой тип представлен только фрагментами названных ассоциаций вдоль русел; они относятся к серийным сообществам.

К хорошо дренированным субстратам и почвам пойм приурочены кустарниковые чозенники из *Chosenia arbutifolia*. Состав древостоя 10Чз или 9Чз1Тд, СППС 38—45.5 м^2, состав подроста 8Еа2Лд, количество на 1 га равно 1.4 тыс.; в нижних ярусах — *Lonicera edulis*, *Ribes* spp., *Spiraea salicifolia*, *Swida alba* (cop.$_1$—cop.$_3$), *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula palmata*, *Pyrola incarnata* (cop.$_2$—cop.$_3$). Зеленомошные чозенники — более зрелая стадия: состав древостоя 6Чз2Ек2Тм, СППС 45.4—60.5 м^2, состав подроста 7Ек2Еа1Лд+Бп, количество на 1 га равно 7.9 тыс. В нижних ярусах — *Lonicera edulis*, *Sorbaria sorbifolia*, *Swida alba*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Mitella nuda*, *Pyrola incarnata* (sp.—cop.$_1$), *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (cop.$_1$—cop.$_3$) и др. В долинах широко представлены кустарниковые тополевники из *Populus maximowiczii*, *P. suaveolens*: состав древостоя 7Тм2Чз1Еа+Бп, Ис, Лд, СППС 52.6—58.4 м^2, состав подроста 8Еа2Бп, количество на 1 га равно 6.1 тыс.; в нижних ярусах обычные для долин кустарники и травы. С возрастом их сменяют зеленомошные тополевники: состав древостоя 6Тд3Ис1Еа+Чз, СППС 21.7—119 м^2, в нижних ярусах примерно те же виды, что и в предыдущей группе, но в меньшем обилии; хорошо выражена моховая синузия — доминируют *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*. Как чозенники, так и тополевники сменяются ельниками. По мере захвата елью господствующего положения, смыкания ее крон моховая синузия покрывает всю поверхность почвы. Судя по составу возобновления, абсолютное большинство чозенников у нас сменяется ельниками из *Picea koraiensis*, больше половины тополевников — ельниками аянскими.

Первая группа ельников, сменяющих серийные сообщества, — гилокомиевые ельники из *Picea ajanensis* на маломощных почвах. Видовой состав их довольно близок к таковому в петрофитно-зеленомошных ельниках. Гипновые ельники — следующий этап развития, хотя они могут и непосредственно сменять серийные сообщества. Они также во многом сходны с гипновыми ельниками склонов: ярус кустарников почти не выражен, хорошо представлено таежное крупно- и мелкотравье. Моховую синузию образуют *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (cop.$_2$—soc.) и др. По мере нарастания слоя мхов и торфа все большую роль приобретают эвритопы и влаголюбы, в том числе сфагны. Формируются ельники моховые (сфагнов 25—40 %, зеленых мхов 55—70 %), затем сфагновые (сфагнов 50—90 %). В древостое и подросте при смене элементов генетического ряда существенных изменений не происходит, лишь уменьшается количество подроста и понижаются таксационные показатели. При дальнейшем заболачивании ельников они сменяются в расширениях долин кустарниково-сфагновыми лиственничниками, затем сфагновыми болотами. При этом в напочвенном покрове *Sphagnum girgensohnii* вытесняется *S. fuscum*; последний захватывает господствующее положение. Заметно разрастается кедровник; появляются *Oxycoccus microcarpus*, *Drosera rotundifolia*, происходит существенное пучение почв; лес сменяется сфагновым болотом. К пирогенным трансформациям относятся разнотравные ельники, к производным — лиственничники разнотравные, брусничные, багульниковые, свидинные, зеленомошные, кустарничково-сфагновые, березняки из *Betula platyphylla* разнотравные, брусничные, багульниковые, ольховники кустарниковые, зеленомошные.

Ряд ельников из ели корейской *Picea koraiensis*.[5] Эти ельники встречаются небольшими участками лишь в долине Теплого

---

[5] До последнего времени (Флора. . ., 1981; Стецура, 1983в, г, 1984а, и др.) эта ель, имеющая переходные черты от *P. koraiensis* к *P. obovata*, трактовалась как ель сибирская. Исходя из определения В. Н. Ворошилова (Петелин, Кулева, 1984) теперь она называется елью корейской.

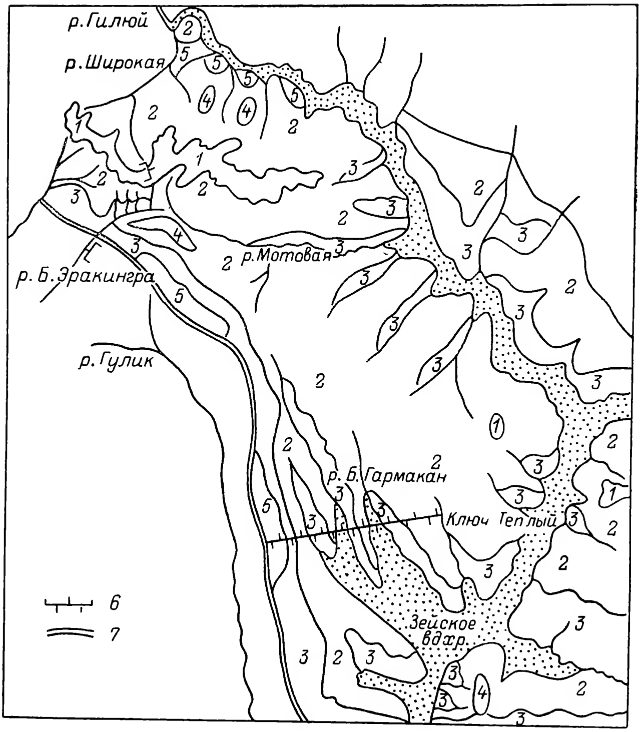


Рис. 2. Схема восстановленной растительности.

1 — горно-тундровые и подгольцовые сообщества, *2* — ельники из *Picea ajanensis*, *3* — лиственничники южных склонов нижней части лесного пояса из *Larix gmelinii*, *4* — лиственничники нагорных плато, *5* — светлохвойные леса предгорных равнин и межгорных понижений, *6* — граница Зейского заповедника, *7* — автодорога Зея—Золотая гора.

ключа. Предшествующие им сообщества нами не встречены. В других долинах описаны чозенники, тополевники, некоторые производные сообщества, сменяемые ельниками из *Picea koraiensis*; в общем они мало отличаются от соответствующих насаждений, сменяемых аянскими ельниками (см. выше).

Ряд начинается зеленомошными ельниками. Их состав 5Ек3Бп2Лд, СППС 30 м^2. В подлеске — *Ribes* spp., *Spiraea media* (cop.$_1$—cop.$_2$), *S. salicifolia*, *Sambucus sibirica* (sp.) и др. В травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola incarnata*, *Smilacina davurica* (sp.—cop.$_2$), в моховой синузии — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* (cop.$_3$—soc.) и др. По мере смыкания мхов и увеличения мощности торфа обедняется состав всех ярусов, усиливаются эвритопы и влаголюбы, в том числе среди мхов *Helodium blandowii*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (cop.$_3$—soc.), *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum* spp. (cop.$_1$—cop.$_2$) и другие виды; формируются моховые[6] ельники. В дальнейшем происходит еще более значительное обеднение состава нижних ярусов, господство в них захватывают гигрофиты, в моховой синузии — сфагны; возникают сфагновые ельники. Смены этих ельников сфагновыми лиственничниками, описанной для других районов (Ильинская, Брысова, 1965), мы не наблюдали, но природная обстановка района не исключает подобного.

В подросте этих ельников всех возрастов и элементов генетического ряда участвует только ель корейская; она же преобладает во многих производных насаждениях долин, даже находящихся в окружении аянских ельников. Складывается впечатление, что в последующих сообществах ее роль будет более весомой.

---

[6] Под моховыми (в отличие от зеленомошных) подразумеваются сообщества со смешанным покровом из зеленых и сфагновых мхов.

Ряд сосняков. Небольшие участки сосняков описаны нами на прирусловых валах и гривах в устье р. Курынгра и ключа Подъельничного. Сейчас они затоплены водохранилищем. Это были реликтовые сообщества. Во встреченных древостоях вследствие пожаров преобладает лиственница: к данному ряду эти леса отнесены по их происхождению. Состав рододендроновых сосняков 6Лд3Со1Бп+Еа, СППС 29.7 м^2. Состав подроста 6Со4Лд+ЕА, БпОс, количество на 1 га равно 5.5 тыс. В подлеске — *Rhododendron dauricum* (cop.$_3$), *Betula divaricata*, *Duschekia fruticosa* (sp.—cop.$_1$), в травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Ledum hypoleucum* (cop.$_1$—cop.$_2$), *Carex reventa*, *Equisetum* spp. (sp.). Хорошо выражена синузия лишайников (30—50 % *Cetraria* spp., *Cladonia* spp., *Cladina* spp.).

При ухудшении гидротермического режима почвы, связанном с естественным развитием, роль доминантов нижних ярусов захватывают *Ledum* spp., резко падает роль лишайников, появляются пятна мхов, уменьшается количество подроста сосны; формируется багульниковый сосняк. Экологические условия при этом становятся неблагоприятными для сосны: она сменяется лиственницей или елью, что в целом характерно для условий Амурской обл. (Ильинская, Брысова, 1965).

Территориальное соотношение важнейших рядов приведено на рис. 2.

Растительные сообщества Тукурингры в филоценогенетическом отношении, по данным В. Б. Сочавы (1969, 1980), представляют формации ангаридской и берингийской фратрий бореального типа растительности, маньчжурской фратрии неморального и горнотундровой фратрии тундрового типа растительности. Они представлены главным образом коренными растительными сообществами, встречающимися как на больших площадях, так и малыми участками. Характерно, что большинство из них находится на пределе ареала, в том числе: 1) на западном (аянские ельники); 2) северо-западном (леспедецевые дубняки, сложные лиственничники и сосняки, ельники из ели корейской); 3) восточном (бореальные сосняки); 4) южном (горно-тундровые и подгольцовые сообщества). Особый интерес представляют почти не затронутые пожарами аянские ельники, растущие на склонах исключительной крутизны: велико научное, почвозащитное и водоохранное значение этих лесов. Не меньшее значение (прежде всего научное) имеют горно-тундровые и подгольцовые сообщества притихоокеанского типа. Указанные сообщества нуждаются в особой охране не только в Зейском заповеднике, но и на сопредельных территориях.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 300—447. — *Алехин В. В.* Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1923—1924, № 1—2, с. 99—112. — *Васильев В. Н.* Закономерности процесса смен растительности. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 365—406. — *Готванский В. И.* Рельеф восточной части хребта Тукурингра. — В кн.: Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. М.: Наука, 1968, с. 11—23. — *Долуханов А. Г.* Вопросы ценотической классификации лесов в связи с явлением конвергенции растительности. — В кн.: Тез. докл. Делегат. съезда ВБО. Вып. 4. Л.: Изд-во АН СССР: ВБО, 1957, с. 18—23. — *Домбровская А. В., Шляков Р. Н.* Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1967. 181 с. — *Дохман Г. И.* Опыт эколого-генетической классификации растительности Ишимской степи. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1936, № 3, с. 190—202. — *Ильинская С. А.* Центральноазиатская котловинно-горная лесорастительная область. — В кн.: Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 278—326. — *Ильинская С. А., Брысова Л. П.* Леса Зейского Приамурья. Л.: Наука, 1965. 210 с. — *Исаченко А. Г.* Учение о ландшафте и современная геоботаника. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву 75 лет. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 250—262. — *Кабанов Н. Е.* Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 139 с. — *Караваева Н. А.* Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1982. 295 с. — *Карамышева З. В.* Особенности и динамика растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника. — В кн.: Биологические комплексы районов нового освоения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 75—97. — *Колесников Б. П.* Лиственничные леса Среднеамурской равнины. — Тр. Дальневосточной базы АН СССР. Сер. ботан., 1947, вып. 1. 102 с. — *Куваев В. Б.* Классификация растительности южной части Якутии на ландшафтной основе. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1412—1428. — *Куваев В. Б.* Растительность равнинной части Якутии в связи с динамикой ландшафтов: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М., 1968. 55 с. — *Куваев В. Б.*, *Стецура Н. Н.* Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1197—1206. — *Куваев В. Б.*, *Стецура Н. Н.* Моховые лиственничники горных склонов в Зейском заповеднике (хребет Тукурингра). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 221—231. — *Куренцова Г. Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 229 с. — *Лукичева А. Н.* Северотаежная растительность Сибирской платформы. Л.: Наука, 1972. 52 с. — *Манько Ю. И.*, *Ворошилов В. П.* Еловые леса Камчатки и некоторые черты их динамики. — В кн.: Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 95—109. — *Назимова Д. И.* Алтае-Саянская горная лесорастительная область. — В кн.: Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 26—148. — *Петелин Д. А.*, *Кулева Л. П.* К динамике долинных фитоценозов Зейского заповедника: возрастная структура древостоя и парцеллярная структура долинного ельника. — В кн.: Природоохранные комплексы Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 143—158. — *Протопопов В. В.* Методологическое значение биогеоценотического подхода к изучению средообразующей роли леса. — В кн.: Проблемы лесной биогеоценологии. Новосибирск: Наука, 1980, с. 3—14. — *Пьявченко Н. И.* О современном заболачивании северных лесов. — В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980, с. 144—163. — *Смагин В. Н.* Леса бассейна р. Уссури. М.: Наука, 1965. 270 с. — *Смагин В. Н.* Принципы и схемы лесорастительного районирования горных территорий Южной Сибири. — В кн.: Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 5—25. — *Сочава В. Б.* Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура. — В кн.: Амурская тайга. Л.: Наука, 1969, с. 5—15. — *Сочава В. Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 255 с. — *Стецура Н. Н.* Моховые синузии в хвойных лесах восточной части хребта Тукурингра. М., 1983а. 16 с. Деп. в ВИНИТИ 29.08.1983, № 4769-83. — *Стецура Н. Н.* Возобновление древесных пород в лиственничниках Зейского заповедника. — В кн.: Материалы Всесоюз. конф. «Инвентаризация, методы исслед. и охрана редких растительных сообществ». Ч. 2. М.; 1983б, с. 244—245. Деп. в ВИНИТИ 12.04.1983, № 1059-83. — *Стецура Н. Н.* Редкие растительные сообщества Зейского заповедника. — В кн.: Материалы Всесоюз. конф. «Инвентаризация, методы исслед. и охрана редких растит. сообществ». Ч. 2. М., 1983в, с. 242—243. Деп. в ВИНИТИ 12.04.1983, № 1059-83. — *Стецура Н. Н.* Редкие и оригинальные сообщества хр. Тукурингра. — В кн.: Материалы Всесоюз. симпозиума «Биологические проблемы Севера». Ч. 1. Магадан, 1983 г, с. 36—37. — *Стецура Н. Н.* Состав и динамика растительности Зейского заповедника в связи с вопросами ее охраны: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Красноярск, 1984а. 24 с. — *Стецура Н. Н.* Светлохвойные леса в Зейском заповеднике. — В кн.: Природоохранные комплексы Дальнего Востока. Владивосток, 1984б, с. 50—66. — *Сукачев В. Н.*, *Зонн С. А.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 143 с. — *Тихомиров Б. А.* К происхождению ассоциаций кедрового стланика. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946а, с. 319—320. — *Тихомиров Б. А.* Основные черты четвертичной истории растительного покрова Советской Арктики. — Тр. Ин-та географии АН СССР, вып. 37, 1946б, с. 491—537. — *Тыртиков А. П.* Климатические последствия смещения полярной границы леса к югу. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, № 5, с. 60—63. — *Удра И. Ф.* Северные пределы распространения некоторых видов неморальной флоры в бассейне Зеи. — Биол. науки, 1968, № 11, с. 74—77. — *Удра И. Ф.* Регрессивный ареал дуба монгольского и его спутников в бассейне Амура. — Биол. науки, 1972, № 1, с. 62—66. — *Флора* и растительность хребта Тукурингра. М.: Изд-во МГУ, 1981. 267 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *ЧЭС* (Четырехъязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии). М.: Сов. энциклопедия, 1980. 703 с. — *Шумилова Д. В.* Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 439 с. — *Clements F. E.* Plant succession. W.: C. Inst., 1916, publ. N 242. 439 p. — *Daubenmire R. F.* Some major problems in vegetation classification. Symp. Forest types Forest ecosystems. Helsinki, 1960, p. 120—126. — *Dijkema K. S.* Toward a vegetation and landscape map of the Danish. — Acta Bot. neerl., 1980, N 5—6, p. 523—531. — *Keith V. C.*, *Viereck E. A.* Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. — In: Forest. success. concept and appl., 1981, p. 185—211. — *Radke G. L.* System of ecologic and geographic landscape classification shown in the central European region. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1980, p. 169—180.

Зейский государственный заповедник,
Всесоюзный институт лекарственных растений,
Москва.

Получено 17 III 1986.

УДК 581.55 : 581.526

Р. К. Квачакидзе, К. Г. Яшагашвили

К ИЗУЧЕНИЮ АССОЦИАЦИИ КАВКАЗСКОГО БУКОВОГО ЛЕСА FAGETUM FESTUCOSUM

R. K. KVACHAKIDZE, K. G. IASHAGASHVILI. ON THE STUDY OF THE CAUCASUS BEECH FOREST ASSOCIATION FAGETUM FESTUCOSUM

Изучена ассоциация Fagetum festucosum на Кахетинском Кавкасиони (восточная часть южного склона Большого Кавказа). На основе геоботанических описаний буковых сообществ в рамках ассоциации выделено 3 субассоциации, дается их характеристика.

Для дальнейшего развития теории лесной типологии и внедрения результатов лесотипологических исследований в практику лесного хозяйства и лесоустройства особое значение приобретает детальное изучение основного синтаксона растительности — ассоциации. В этой связи необходимо расширить исследования в систематике фитоценозов, перейти к изучению ассоциаций по всему ареалу (Василевич, 1985). Только этим путем возможно составление детальной характеристики, выявление региональных закономерностей изменения ассоциации и на основе этого выделение в ее пределах субассоциаций (экологических вариантов ассоциации).

Как мы отмечали ранее (Квачакидзе, 1985), лесотипологические исследования с выделением субассоциаций и составлением их детальной характеристики особо важное значение имеют для горных лесов, в частности кавказских. В результате длительных геоботанических и лесоведческих исследований уже установлены типологические спектры горных лесов Кавказа, выявлены основные лесные ассоциации (типы лесных фитоценозов), дана общая характеристика выделенных синтаксонов. Эти теоретические основы используются в лесоустройстве и при проведении лесохозяйственных мероприятий в горных лесах Кавказа. Однако пока не установлены пределы варьирования диагностических признаков лесных ассоциаций, не выделены экологические варианты ассоциаций по природным зонам и естественно-историческим областям Кавказа (Гулисашвили, 1964), осуществление отмеченных практических мероприятий на типологической основе, улучшение качества этих работ будут затруднены.

В вышеотмеченной статье (Квачакидзе, 1985) мы указывали и на то, что лесная субассоциация по своему фитоценотическому содержанию в основном соответствует типу лесного биогеоценоза (типу леса, по В. Н. Сукачеву). Это дает возможность широко использовать детальные геоботанические исследования для практических целей.

Мы располагаем хорошо зарекомендовавшими себя в геоботанических исследованиях общими методическими установками выделения и диагностики основного синтаксона — ассоциации, которые базируются на теоретических концепциях В. Н. Сукачева и А. П. Шенникова. Известны и главные критерии для выделения субассоциаций в пределах ассоциации, в разработке которых основную роль сыграли конкретные исследования и теоретические обобщения представителей ленинградской школы геоботаников (Сукачев, 1928; Поплавская, 1929; Поварницын, 1931; Шенников, 1964; Александрова, 1969, 1982; Лавренко, 1982, и др.). Следует только сожалеть, что эта весьма значительная сторона геоботанических исследований (систематика фитоценозов с использованием низшего синтаксона — субассоциации) должным образом не была развита, что, несомненно, неблагоприятно повлияло на совершенствование методологических основ подобных исследований.

Попытки углубленного изучения ассоциаций кавказских горных лесов, в частности выделения экологических вариантов ассоциаций, нередко встречаются в геоботанической и лесоведческой литературе (Поварницын, 1931, 1936; Долуханов, 1938, 1962; Орлов, 1951, 1953; Прилипко, 1954; Ярошенко, 1962; Махатадзе, 1962, 1965, 1979; Голгофская, 1967; Квачакидзе, 1979, и др.). Однако опубликованные в этой области труды, основывающиеся на полноценном богатом материале, весьма скудны. Широкое развертывание исследований по систематике горнолесных фитоценозов Кавказа, составление классификационных схем лесной растительности с учетом главных особенностей ассоциаций (с выделением субассоциаций) — дело будущего. Здесь уместно отметить, что вести подобные исследования повсюду, тем более в сложных горных условиях под силу лишь комплексной группе в составе квалифицированных геоботаников и специалистов смежных отраслей естествознания (климатологов, почвоведов).

В данной статье делается попытка выделения субассоциаций в одной из основных ассоциаций буковых лесов Кавказа Fagetum festucosum, при этом применяются те теоретические концепции, которые изложены нами ранее (Квачакидзе, 1985).

Ассоциация Fagetum festucosum изучена нами в 1985—1986 гг. на Кахетинском Кавкасиони (восточная часть южного склона Большого Кавказа в пределах Грузинской ССР), являющемся одним из основных регионов широкого распространения кавказских горных буковых лесов. На основе собранных геоботанических данных, с использованием также опубликованных в разные годы материалов мы составили характеристику ассоциации Fagetum festucosum, которая приводится ниже.

Географический ареал ассоциации Fagetum festucosum широк. Она встречается во всех основных частях ареала формации Fagus orientalis, довольно различных по физико-географическим условиям — в Западной Грузии (Колхида), Восточном Закавказье, Южном Закавказье (Армянская ССР), Талыше на Северо-Западном Кавказе. Наиболее широкого распространения ассоциация достигает в восточной части ареала (в Колхиде и на Северо-Западном Кавказе основные местообитания этой ассоциации заняты овсяницевыми пихтарниками; в Армении из-за сухости и континентальности климата распространение этой ассоциации, как и буковых лесов в целом, естественно, ограничено). Широк и высотный ареал ассоциации, она встречается на высоте от 700 до 2000 м над ур. м.

Ассоциация занимает суховатые и умеренно увлажненные (реже влажноватые), преимущественно хорошо освещенные местообитания. Экспозиционная приуроченность ее по всему ареалу неодинакова: в более влажных частях ареала (Колхи́да, Северо-Западный Кавказ, Талыш, Кахетинский Кавкасиони) она встречается преимущественно на южных, юго-восточных и юго-западных склонах; в наиболее сухих частях ареала (Армения, Триалетский хребет) ассоциация приурочена к северным, северо-западным и северо-восточным склонам. Овсяницевые букняки встречаются на склонах различной крутизны, чаще всего от 10—15 до 35—40°. Реже они развиты на равнине и на склонах очень большой крутизны (40—60°). Почвы под фитоценозами ассоциации бурые лесные, мощность их меняется в довольно больших пределах (от 15—20 до 60—70 см).

Приуроченность к склонам разной экспозиции и крутизны в определенной мере сглаживает довольно большое различие между местообитаниями ассоциации главным образом по влажности и трофности почвогрунта, а также температурным условиям. Ведь ассоциация занимает пространство, где годовая сумма атмосферных осадков варьирует в пределах от 600 до 2000 мм, среднемесячная температура воздуха — 4—11°, температура наиболее теплых месяцев (июля—августа) — 13—24°.

Флористический состав фитоценозов ассоциации и роль отдельных ценотипов меняются в довольно значительных пределах. Древостой в большинстве случаев чистый или с большим преобладанием бука восточного. Из других видов деревьев (их общее число свыше 15) наиболее постоянен *Carpinus caucasica*, сопутствующий эдификатору во всех основных частях ареала. В большей части ареала к буку восточному примешан *Tilia begoniifolia*. Остальные встречающиеся в овсяницевых букняках виды деревьев являются сопутствующими эдификатору в тех или иных частях ареала. Среди них сравнительно высокое ценотическое значение имеют *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*, *Acer campestre*, *A. laetum*, *A. trautvetteri*, *A. velutinum*, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus macranthera*, *Sorbus torminalis*. Древостой разновозрастный; в большинстве случаев выделяются 2—3 возрастные группы деревьев, образующие разные пологи. Общая сомкнутость древесного полога в среднем 0.7—0.8 (0.6—0.9). Распределение деревьев преимущественно неравномерное; встречаются окна различного диаметра, образованные естественно (в основном выпадением перестойных деревьев) или под антропогенным воздействием (вырубка). Производительность большей частью средняя, II—III классов бонитета, варьирование в пределах I—IV классов.

Подлесок не развит. Среди кустарников характерным является *Rubus caucasicus*, часто образующий переходные формы к *R. hirtus*. Проективное покрытие этих видов под лесным пологом 1—3 %, в окнах нередко они разрастаются довольно сильно. В отдельных частях ареала ассоциации встречаются *Cornus mas*, *Corylus avellana*, *Ilex aquifolium*, *I. colchica*, *Laurocerasus officinalis*, *Mespilus germanica*, *Rhododendron luteum*, *Rubus idaeus*, *Ruscus colchicus*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Viburnum orientale* и др. Ценотическое значение их невелико (под лесным пологом проективное покрытие каждого из них не более 1—2 %, в окнах некоторые разрастаются довольно сильно).

Травяной покров развит неравномерно, его среднее проективное покрытие варьирует в пределах 20—70 %. Господствует *Festuca drymeja*, на долю которого приходится более 60—70 % проективного покрытия травяного покрова. Число видов травяного покрова, встречающихся во всех частях ареала, весьма ограниченно, можно назвать лишь два — *Dryopteris filix-mas* и *Galium odoratum*. В большей части ареала встречаются *Lathyrus roseus*, *Poa nemoralis*, *Vicia crocea* и некоторые другие. Число видов, примешанных к овсянице в отдельных регионах ареала ассоциации, довольно значительно.

Естественное возобновление овсяницевых букняков — одно из лучших среди буковых лесов Кавказа. Всходы бука каждый год насчитываются тысячами, а в годы обильного плодоношения бука — десятками тысяч. В первые же годы жизни всходов наблюдается их массовая элиминация, которая связана главным образом с неблагоприятными условиями для их развития (чрезмерное иссушение верхнего слоя почвы в жаркое лето, сильная подземная и надземная конкуренция и др.). Количество благонадежного подроста бука, встречающегося преимущественно в более разреженных частях древостоя и в окнах, достигает в среднем 400—700 экз. на 1 га.

Из приведенного описания видно, что ассоциация Fagetum festucosum имеет большой географический и экологический ареал, с чем связана ее полиморфность, выражающаяся в широком варьировании общих диагностических признаков (флористического состава, строения, производительности, естественного возобновления и др.). Это дает основание рассматривать данную ассоциацию как систему различных субассоциаций — региональных, климатогенных, эдафогенных (Квачакидзе, 1985).

Попытки выделения вариантов овсяницевых букняков даны в ряде трудов исследователей горных лесов Кавказа (Поварницын, 1931; Орлов, 1953; Прилипко, 1954; Ярошенко, 1962; Махатадзе, 1965; Голгофская, 1967, и др.). Большинство авторов группируют овсяницевые букняки по градиенту абсолютной

Характеристика ассоциации Fagetum festucosum Кахетинского Кавкасиони

	Субассоциация														
	Fagetum festucosum subsiccum					Fagetum festucosum subhumidum superior			Fagetum festucosum subhumidum subalpinum						
	номер описания														
	28	22	51	35	43	13	34	48	37	39	59	60	50	63	62
Высота над уровнем моря, м	750	960	1400	1410	1515	1500	1600	1640	1690	1780	1800	1850	1850	1910	1930
Экспозиция и крутизна склона, град.	Южная, 25	Восточная, 20	Юго-восточная, 28	Юго-западная, 38	Юго-западная, 42	Северная, 18	Западная, 35	Западная, 33	Северо-западная, 23	Северо-западная, 27	Южная, 32	Южная, 30	Юго-западная, 35	Западная, 30	Северо-западная, 38
Мощность почвы	Средняя	Малоразвитая	Средняя	Малоразвитая	Малоразвитая	Средняя	Средняя	Малоразвитая	Средняя	Средняя	Средняя	Средняя	Малоразвитая	Средняя	Малоразвитая
Почвы по степени увлажнения	Суховатая	Суховатая	Суховатая	Суховатая	Суховатая	Умеренно увлажненная	Умеренно увлажненная	Умеренно увлажненная	Умеренно увлажненная	Влажноватая	Умеренно увлажненная	Умеренно увлажненная	Умеренно увлажненная	Влажноватая	Умеренно увлажненная
Древесный ярус															
Общая сомкнутость крон	0.6—0.7	0.7	0.8	0.8	0.7	0.7—0.8	0.7—0.8	0.7—0.8	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.8	0.7
Средняя высота главного полога, м	25	20	27	23	25	32	30	28	32	30	26	25	24	25	22
Господствующий возраст, лет	100	90	110	150	150	125	180	90	165	130	180	160	120	120	125
Бонитет, класс	II	III	II	III	III	I	II	I	II	II	III	III	III	III	III
Состав, баллы															
Fagus orientalis Lipsky	8	8	9	9	7	10	10	10	10	10	9	10	10	10	10
Acer laetum C. A. Mey.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. trautvetteri Medw.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	1	+	+	+	+
Betula litwinowii Doluch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Carpinus caucasica Grossh.	2	2	1	1	3	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—
Castanea sativa Mill.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Corylus colurna L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Fraxinus excelsior L.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Quercus macranthera Fisch. et Mey.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
Sorbus aucuparia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
S. torminalis (L.) Crantz	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tilia begoniifolia Stev.	+	—	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Ulmus glabra Huds.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Подлесок															
Состав (проективное покрытие, %)															
Cornus mas L.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Corylus avellana L.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Euonymus latifolia (L.) Mill.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Lonicera caprifolium L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. caucasica Pall.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Mespilus germanica L.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhododendron luteum Sweet	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rosa canina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Rubus caucasicus Focke	1	2	3	2	1	16	1	1	2	3	3	2	1	1	+
Sambucus nigra L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Vaccinium arctostaphylos L.	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—
Травяной ярус															
Общее проективное покрытие, %	25	34	55	50	58	38	62	50	60	65	75	70	68	60	50
Festuca drymeja Mert. et Koch	24	35	54	45	52	20	48	48	50	52	72	62	66	55	47
Achillea biserrata Bieb.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
Adenostyles rhombifolia (Adam) M. Pimen.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Aruncus vulgaris Rafin.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Asplenium adiantum-nigrum L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Athyrium filix-femina (L.) Roth	—	—	—	—	—	1	+	—	6	+	—	—	—	+	+
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.	+	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Campanula alliariifolia Willd.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. collina Bieb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
C. rapunculoides L.	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cardamine tenera S. G. Gmel. ex C. A. Mey.	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Circaea lutetiana L.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Clinopodium vulgare L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	—	+	1	1	+	1	3	4	5	10	4	3	3	4	1
Epilobium montanum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
Euphorbia macroceras Fisch. et Mey.	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+
Galium odoratum (L.) Scop.	+	+	2	3	8	15	12	+	4	8	1	12	2	3	2
Gentiana schistocalyx (C. Koch) C. Koch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Geranium robertianum L.	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	—	+	+

Продолжение

	Субассоциация														
	Fagetum festucosum subsiccum					Fagetum festucosum subhumidum superior					Fagetum festucosum subhumidum subalpinum				
	номер описания														
	28	22	51	35	43	13	34	48	37	39	59	60	50	63	62
Hedera pastuchowii Woronow	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Impatiens noli-tangere L.	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—
Lapsana grandiflora Bieb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Laser trilobum (L.) Borkh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Lathyrus aureus (Stev.) Brandza	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
L. laxiflorus (Desf.) O. Kuntze	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. roseus Stev.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. sylvestris L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Melica uniflora Retz.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Mycelis muralis (L.) Dumort.	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Oxalis acetosella L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Pachyphragma macrophyllum (Hoffm.) N. Busch	—	—	—	+	—	1	—	+	+	—	—	1	—	—	—
Petasites albus (L.) Gaertn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Phyllitis scolopendrium (L.) Newm.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa nemoralis L.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	1	+	—	—	+
Poligonatum glaberrimum C. Koch	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Polypodium vulgare L.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polystichum aculeatum (L.) Roth	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Primula macrocalyx Bunge	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—
P. woronowii Losinsk.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salvia glutinosa L.	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	+	—
Sanicula europaea L.	—	—	—	—	—	1	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Sedum stoloniferum S. G. Gmel.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
Solidago virgaurea L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+
Stachys sylvatica L.	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Stellaria holostea L.	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Valeriana alliariifolia Adam	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+
Vicia crocea (Desf.) Fritsch.	—	+	+	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Viola alba Bess.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
V. odorata L.	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—

Примечание. Мощность и влажность почвы даны в общепринятых для горных лесов Кавказа (Гулисашвили, 1956, и др.) градациях. Почвы по глубине: очень глубокая (1.2 м и более), глубокая (1.2—0.6 м), средней мощности (0.6—0.3 м), мелкая (0.3—0.15 м), примитивная (до 0.15 м). Проективное покрытие кустарниковых и травянистых видов ниже 0.5 % обозначено знаком «+»; «—» — отсутствие вида. Приведены данные 15 описаний типичных участков овсяницевых букняков из разных частей Кахетинского Кавкасиони. Названия растений даны по С. К. Черепанову (1981).

высоты местности, а главным признаком, по которому отличаются выделенные варианты друг от друга, считают производительность древостоя (класс бонитета). Некоторые исследователи (Поварницын, 1931; Прилипко, 1954; Ярошенко, 1962, и др.) при выделении вариантов овсяницевых букняков используют и другие признаки фитоценозов, прежде всего флористический состав. Однако имеющаяся информация крайне недостаточна для внутриассоциационной дифференциации Fagetum festucosum. Мы пока не имеем ни одной обстоятельной характеристики выделенного варианта этой ассоциации.

Регион Кахетинского Кавкасиони, как показали наши исследования, весьма подходящий для изучения овсяницевых букняков с целью выявления их экологических вариантов (субассоциаций). Ассоциация Fagetum festucosum достигает здесь широкого распространения и выявляет присущую ей широкую экологическую амплитуду. Встречается на высотах от 700—800 до 1900—2000 м над ур. м. Ассоциация приурочена к склонам южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций, где ее фитоценозы нередко занимают значительные площади (2—3 га и более). Фитоценозы этой ассоциации преимущественно в виде более мелких участков (до 1—2 га) и фрагментов встречаются и на более тенистых склонах (восточных, западных, северо-восточных, северо-западных, на гребнях и в пригребневой части хребтов). Почвы бурые лесные, средние и легкие суглинки, развитые на третичных глинистых сланцах и песчаниках. Мощность их в зависимости от экспозиции и крутизны склонов меняется большей частью в пределах 20—45 см. В связи с этими же факторами, а также с высотой над уровнем моря меняются и условия влажности почвогрунтов (от суховатого до влажноватого).

С целью выявления основных особенностей экологии, структуры и динамики ассоциации Fagetum festucosum лесные фитоценозы описывали (с выделением временных пробных площадей размером 0.1—0.25 га) на разных высотах над уровнем моря, на склонах различной экспозиции и крутизны (см. таблицу). Анализ материалов показал заметное различие между описанными фитоценозами. Было выделено 3 группы лесных фитоценозов, которые рассматриваются нами как отдельные субассоциации ассоциации Fagetum festucosum.

Приводим краткую характеристику выделенных субассоциаций.

Субассоциация 1. Fagetum festucosum subsiccum (Букняк овсяницевый суховатый). Эта субассоциация занимает наиболее сухие местообитания среди овсяницевых букняков Кахетинского Кавкасиони. Встречается на южных, восточных, юго-восточных, юго-западных склонах средней и большой крутизны (20—50°) и гребневой части хребтов, на суховатых, слабозадерненных, скелетных почвах мощностью 20—40 см. Высотное распространение субассоциации ограничивается нижней и средней ступенями лесного пояса (700—1500 м над ур. м.). Количество атмосферных осадков в пределах этих высот сравнительно малое (900—1300 мм в год), а температура воздуха довольно высокая (среднегодовая — 7—11°), отчего и на склонах с наибольшей инсоляцией создаются благоприятные условия для развития этой субассоциации.

Древостой сомкнутостью 0.6—0.8. К буку восточному примешиваются *Acer laetum*, *Carpinus caucasica*, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus torminalis*, *Tilia begoniifolia* и др. Среди них 4 вида (*Acer laetum*, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus torminalis*) встречаются только в овсяницевых букняках данной субассоциации (представляют эколого-фитоценотическую группу видов суховатых местообитаний), но они, как правило, обладают малой константностью и представлены в незначительном количестве (единично). Однако эти индикаторные виды можно использовать в качестве вспомогательного критерия при выделении данной субассоциации. Из перечисленных видов с высокой константностью лишь один — *Carpinus caucasica* — достигает наибольшего ценотического значения в фитоценозах данной субассоциации, его участие в древостое составляет 1—3 балла по 10-балльной шкале. Эту ценотическую особенность следует считать одним из важных моментов (но не всегда надежным) в распознавании данной субассоциации в природе. Производительность древостоя из-за недостаточной влажности субстрата небольшая, преобладает III класс бонитета.

Подлесок не развит. Из кустарников с высокой константностью представлен *Rubus caucasicus*, однако проективное покрытие его не превышает 2—3 %. Из других кустарников встречаются *Cornus mas*, *Corylus avellana*, *Lonicera caprifolium*, *Mespilus germanica*, *Rhododendron luteum*, *Vaccinium arctostaphylos* и некоторые другие. Перечисленные виды (кроме кавказской черники) характерны для овсяницевых букняков суховатых местообитаний. Но и они подобно индикаторным для субассоциации видам из древесного яруса малоконстантные и встречаются в незначительном количестве.

Среднее проективное покрытие травяного покрова варьирует в пределах 20—60 %. На *Festuca drymeja* приходится более 90 % проективного покрытия травяного покрова. Значительным количеством видов представлена группа суховатых местообитаний, среди них, в частности, имеются *Campanula alliariifolia*, *C. rapunculoides*, *Lathyrus laxiflorus*, *L. roseus*, *L. sylvestris*, *Primula woronowii* и др. Эти виды — индикаторы данной субассоциации — представлены в малом количестве и не отличаются высокой константностью. В связи с определенной гетерогенностью местообитания, обусловленной сложным горным рельефом, в травяном покрове встречаются многие типичные мезофильные виды, но ценотические позиции их в этих фитоценозах (в том числе таких высококонстантных для овсяницевых букняков Кахетинского Кавкасиони видов, как *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum*) по сравнению с фитоценозами других субассоциаций довольно скромны.

Естественное возобновление бука восточного в этой субассоциации наиболее успешное. Благонадежный подрост — 500—700 экз. на 1 га. Фитоценозы этой субассоциации коренные, довольно стабильные. Под сильным антропогенным воздействием (бессистемная рубка, пастьба домашних животных) букняк сменяется грабовником (из *Carpinus caucasica*) или ксеромезофильным смешанным широколиственным лесом (из *Acer campestre*, *Carpinus caucasica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus iberica*, *Tilia begoniifolia*).

Субассоциация 2. Fagetum festucosum subhumidum superior (букняк овсяницевый умеренно увлажненный верхнелесного пояса). Распространена в верхней части лесного пояса, в пределах 1500—1750 м над ур. м. В отличие от предыдущей эта субассоциация никогда не занимает большие площади, ее фитоценозы часто представлены в виде мелких участков и фрагментов. Субассоциация встречается на крутых склонах всех экспозиций (наблюдается ее приуроченность к восточным и западным склонам). На склонах средней крутизны (15—25°) субассоциация развита на вогнутом мезорельефе и на гребневых возвышенностях. Общие морфологические признаки почв те же, что и в предыдущей субассоциации, однако почвы более влажные (умеренно увлажненные, реже влажноватые), что обусловлено сравнительно большим количеством атмосферных осадков (1400—1600 мм в год) и низкой температурой воздуха (среднегодовая — 5—7°).

Древостой большей частью чистый, сомкнутостью 0.7—0.8. К буку восточному примешиваются *Carpinus caucasica*, *Corylus colurna*, *Tilia begoniifolia*, *Ulmus glabra* и некоторые другие виды. Изредка встречается типичный высокогорный вид *Acer trautvetteri* (в основном по опушкам леса). Все они представлены в малом количестве (единичными экземплярами). Производительность древостоев этой субассоциации из-за хорошего увлажнения почвы и довольно благоприятных температурных условий наиболее высокая (I—II классы бонитета).

Подлесок не развит. Из кустарников с высокой константностью представлен лишь *Rubus caucasicus*. Другие кустарники — *Euonymus latifolia*, *Sambucus* *nigra*, *Vaccinium arctostaphylos* и прочие — встречаются в незначительном количестве и обладают малой константностью.

Травяной покров развит лучше, чем в предыдущей субассоциации, его проективное покрытие 35—65 %. Большая часть (60—70 %, иногда выше) приходится на доминант *Festuca drymeja*. Из других видов отмечены преимущественно представители эколого-фитоценотической группы мезофильных широколиственных лесов — *Athyrium filix-femina*, *Circaea lutetiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia macroceras*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Polygonatum glaberrimum*, *Primula macrocalyx*, *Salvia glutinosa*, *Sanicula europaea*, *Stachys sylvatica*, *Valeriana alliariifolia* и др. Среди них только 3 вида — *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum* — обладают высокой константностью и выполняют более или менее важную ценотическую роль.

Естественное возобновление бука в этой субассоциации хуже, чем в предыдущей. Среднее количество его подроста 300—500 экз. на 1 га. Подрост приурочен к окнам и разреженным участкам леса. Фитоценозы этой субассоциации коренные, стабильные. Под сильным антропогенным воздействием (чрезмерное изреживание древостоя бессистемными рубками) субассоциация сменяется производной буковой ассоциацией Fagetum rubosum (*Fagus orientalis*, *Rubus caucasicus*, *R. hirtus*).

Субассоциация 3. Fagetum festucosum subhumidum subalpinum (бukняк овсяницевый умеренно увлажненный высокогорный). Встречается в субальпийском поясе на высотах 1750—2000 м над ур. м. Древостой этой субассоциации, как и предыдущей, преимущественно чистый. Общая сомкнутость крон здесь ниже — 0.7, реже 0.8. К буку восточному в малом количестве примешиваются типичные «субальпийцы» — *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *Quercus macranthera*, *Sorbus aucuparia*. Изредка встречаются и обитатели лесов более низких гипсометрических уровней — *Carpinus caucasica*, *Tilia begoniifolia* и др. Производительность древостоев в этой субассоциации небольшая (III класс бонитета), что объясняется ухудшением температурных условий в связи с возрастанием высоты над уровнем моря.

Подлесок и здесь не развит. Из кустарников в малом количестве встречаются *Lonicera caucasica*, *Rosa canina*, *Rubus caucasicus*, *Vaccinium arctostaphylos* и др. Среди них высокой константностью обладает лишь *Rubus caucasicus*.

Травяной покров в фитоценозах этой субассоциации развит лучше, чем в предыдущей, его среднее проективное покрытие достигает 50—70 %. На доминант *Festuca drymeja* приходится более 80 % проективного покрытия всего покрова. Из других видов преобладают мезофильные лесные виды, среди них много общих с предыдущей субассоциацией. Довольно хорошо выражена эколого-фитоценотическая группа типичных высокогорных видов (субальпийских лесов и опушек), таких как *Adenostyles rhombifolia*, *Campanula collina*, *Epilobium montanum*, *Gentiana schistocalyx*, *Lapsana grandiflora*, *Petasites albus* и другие, которые вместе с типичными ореофитами древесного яруса являются индикаторами этой субассоциации и служат одним из основных признаков ее отличия от экологически близких фитоценозов предыдущей субассоциации.

Естественное возобновление бука в этой субассоциации хуже, чем в предыдущей; количество благонадежного подроста 150—300 экз. на 1 га. В малом количестве (около 50 экз. на 1 га) встречается подрост *Acer trautvetteri*. В естественном возобновлении эдификатора сообществ наблюдается периодичность (связана с отмиранием высоковозрастных экземпляров бука). Фитоценозы без вмешательства человека стабильные. Под антропогенным воздействием (бессистемные рубки, пастьба домашних животных) буковый древостой сменяется дубовым из *Quercus macranthera* и кленовым из *Acer trautvetteri*, нередко непосредственно луговой растительностью (летние пастбища).

Выделенные субассоциации отражают экологическую и структурную изменчивость ассоциации Fagetum festucosum в регионе Кахетинского Кавкасиони. Эти субассоциации хорошо отграничены друг от друга. Каждая имеет свою специфику в распространении (в высотном, экспозиционном) и свою экологическую особенность. Различаются субассоциации и по чисто флористическим и фитоценотическим признакам, в частности по наличию индикаторных видов (и групп видов), ценотической роли примешанных видов в разных ярусах, а также по производительности древостоев, реакции фитоценозов на внешние воздействия. По комплексу этих признаков можно субассоциации довольно легко распознавать в природе.

Установление географических ареалов выделенных нами субассоциаций требует тщательного исследования ассоциации Fagetum festucosum и в других основных регионах ее географического ареала. Можно однако сказать, что ареал каждой выделенной субассоциации не ограничивается кахетинским регионом Большого Кавказа. Вполне естественно также, что в других частях субассоциаций (например, в Колхиде, Талыше, Южном Закавказье и др.) им будут сопутствовать некоторые особенности, отражающие местную специфику (в высотном и экспозиционном размещении, во флористическом составе, в производительности древостоя и др.).

В заключение следует отметить, что полиморфная природа ассоциации Fagetum festucosum, ее субассоциационное строение должны быть учтены при проведении лесоустроительных работ, проектировании лесохозяйственных и природоохранных мероприятий в буковых лесах Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* О некоторых аспектах флористической классификации растительности. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1449—1458. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1596—1604. — *Голгофская К. Ю.* Типы буковых и пихтовых лесов бассейна реки Белой и их классификация. — В кн.: Тр. Кавказ. гос. заповед. Вып. 9. М.: Лесн. пром-сть, 1967, с. 157—284. — *Гулисашвили В. З.* Горное лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1956. 353 с. — *Гулисашвили В. З.* Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М.: Наука, 1964. 327 с. — *Долуханов А. Г.* Геоботанический очерк лесов ущелья р. Чхалты. — Тр. Тбил. ин-та бот. АН ГССР, 1938, т. 5, с. 1—103. — *Долуханов А. Г.* Влияние высоты над уровнем моря на особенности ценотического состава буковых лесов в горах Грузии. — Пробл. бот., 1962, т. 6, с. 232—241. — *Квачакидзе Р. К.* Высокогорные леса южного склона Большого Кавказа и основные направления их смен. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 217 с. — *Квачакидзе Р. К.* О некоторых аспектах классификации горных лесов Грузии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1315—1322. — *Лавренко Е. М.* Растительные сообщества и их классификация. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 572—580. — *Махатадзе Л. Б.* Типы лесов Триалетского хребта и использование их в лесном хозяйстве. — Тр. Тбил. ин-та леса, 1962, т. 11, с. 3—44. — *Махатадзе Л. Б.* Типы лесов и смена растительности центральной части Большого Кавказа. — Тр. Тбил. ин-та леса, 1965, т. 15, с. 3—52. — *Махатадзе Л. Б.* О лесоустройстве и ведении лесного хозяйства на экологической основе в горах Кавказа. — Лесоведение, 1979, № 6, с. 48—55. — *Орлов А. Я.* Темнохвойные леса Северного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 254 с. — *Орлов А. Я.* Буковые леса Северо-Западного Кавказа. — В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 244—381. — *Поварницын В. А.* Типы буковых лесов Джалабетского лесного массива Юго-Осетии. — Тр. Совета по изучению производительных сил. Сер. Закавказская, вып. 2, 1931, с. 163—340. — *Поварницын В. А.* Типы лесов Абхазии. — В кн.: Абхазия. Геоботанический и лесоводственный очерк. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 67—155. — *Поплавская Г. И.* О некоторых взаимно-замещающих буковых ассоциациях в Крыму. — В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929, с. 21—51. — *Прилипко Л. И.* Лесная растительность Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954. 488 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Ярошенко Г. Д.* Буковые леса Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1962. 178 с.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 26 I 1987.

УДК 581.326.533.001.11 Бот. журн., т. 73, № 9

В. А. Демьянов

О ПОНЯТИЯХ «РЕДКОЛЕСЬЕ» И «РЕДИНА» В ТУНДРОВЕДЕНИИ

V. A. DEMYANOV, ON THE CONCEPTS OF «SPARSE GROWTH OF TREES» AND «OPEN FOREST» IN THE TUNDRAOLOGY

Обсуждаются понятия «редколесье» и «редина» в тундроведении. Редколесья и редины выделяют обычно по признаку разреженности древесного яруса, относя к первым растительные группировки с сомкнутостью древесного яруса 0.1—0.3 (0.4), ко вторым — с сомкнутостью менее 0.1. Для объяснения «пороговых» значений сомкнутости древесного яруса, при которых леса переходят в редколесья, а последние — в редины, предлагается использовать положение А. А. Уранова (1965) о фитогенном поле растения и ценогенном поле фитоценоза (Норин, 1987а, б).

Облик лесотундры, т. е. переходной полосы между лесом и тундрой, определяют особые растительные группировки — северные редколесья (рис. 1). Из-за большой разреженности древесного яруса в редколесьях и значительного участия в их сложении тундровых элементов такие растительные группировки не могут быть названы лесами, но не являются они и тундрами. Нижние ярусы в редколесьях и особенно в增 рединах очень часто физиономически почти не отличаются от настоящих тундровых безлесных участков, в связи с чем многие исследователи Крайнего Севера не делают принципиальных различий между тундровыми и лесотундровыми сообществами и отрицают эдификаторную роль древесного яруса в редколесьях.

Впервые на существование редколесий как особого типа растительности на северной границе леса указал Ю. Д. Цинзерлинг (1932, 1935).[1] Он отмечает, что лесотундровый (редколесный) тип растительности имеет промежуточный характер между лесным и тундровым, но не является ни тем, ни другим.[2] В. Н. Андреев (1933, 1935а, б) также высказывается за выделение редколесий на северной границе лесной зоны на Ямале и Южном Тимане как типа растительности. В качестве признаков лесотундрового типа растительности он приводит разреженность древесного яруса (сомкнутость крон не более 0.2—0.3), резко выраженную мозаичность нижних ярусов, которые указывают на то, что «влияние древесной растительности (в редколесьях. — *В. Д.*) сводится к изолированным влияниям отдельных деревьев на непосредственно их окружающие участки» (1935а : 16). В другой работе Андреев (1935б) уточняет, что редколесьем следует считать ценозы с присутствием древесных пород, но не в роли эдификаторов. Важную особенность лесотундровых редколесий Андреев (1950) видит в том, что древесные породы в них являются эдификаторами не всего сообщества в целом, а лишь одного из входящих в его состав фрагментов. Лесотундровые редколесья, по его мнению, представляют собой тундровые сообщества, в которые внедряется древесная растительность. Городков (1935, 1938), характеризуя строение редкостойных лесов на восточно-европейском Севере и на севере Западной Сибири, по существу определяет растительные группировки с разреженным древесным

---

[1] А. Ф. Миддендорф (1867) на севере лесной зоны в Сибири выделяет криволесья из сибирской и даурской лиственницы; Б. Н. Городков (1916) на севере лесной зоны в Западной Сибири указывает на существование редких лесов из мелкой лиственницы; Н. И. Кузнецов (1916) при характеристике насаждений в Енисейской лесотундре часто называет редколесья лесами, а наземный покров отождествляет с тундровым; А. И. Толмачев (1931), описывая разреженные насаждения из даурской лиственницы на северной границе леса на Таймыре, называет их то лесом, то редколесьем.

[2] Подобный взгляд на природу лесотундровых редколесий высказывают и Городков (1926), В. Б. Сочава (1930), А. С. Салазкин (1934), Н. А. Миняев (1963), а также скандинавские геоботаники (Vahl, 1913; Samuelsson, 1917; Du Rietz et al., 1918), именующие редколесье open forest (открытый лес).

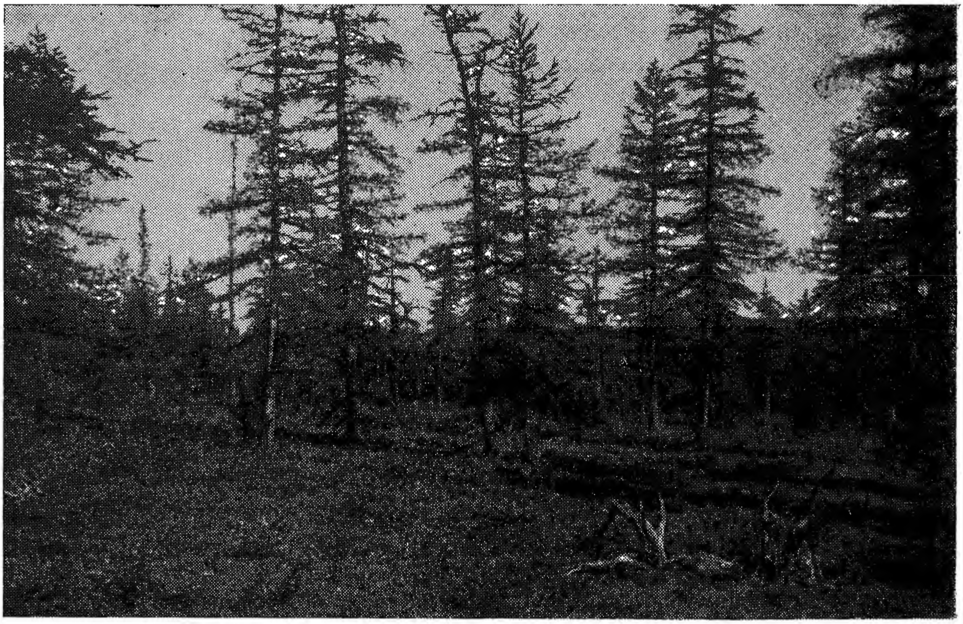
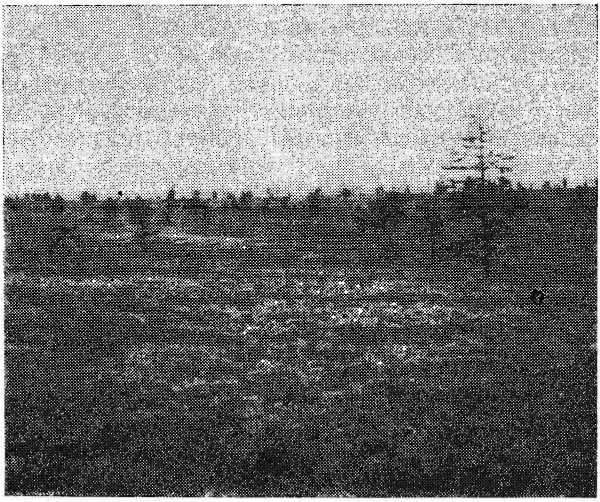


Рис. 1. Лиственничное (*Larix gmelinii*) редколесье. (Фото Б. Н. Норина).

ярусом (не более 0.3) как редколесья, отмечая, что они представляют собой комплексы лесных и тундровых участков, в которых последние играют доминирующую роль. Самостоятельным типом растительности считал лесотундровые редколесья и А. П. Ильинский (1935, 1937), выделяя их в особый класс арктических редколесий Sporadodrymion. В качестве специфических черт, присущих этому типу растительности, Ильинский (1937) называет изреженность древесного яруса, благодаря которой он оказывает очень слабое влияние на нижние ярусы, в таких редколесьях напоминающие, с одной стороны, лесные растительные группировки, а с другой — тундровые. Позднее Ф. В. Самбук (1937 : 140) в кратком очерке о растительности Таймыра определяет лесотундровое редколесье как «совокупность таких ценозов, в которых сомкнутость крон деревьев настолько ничтожна, что исключает влияние деревьев друг на друга (сомкнутость не более 0.2)». Андреев, К. Н. Игошина и А. И. Лесков (1935: 182) отмечают ряд оригинальных черт, присущих редколесному типу растительности, а именно: «а) разреженность древесного яруса, причем разреженность не случайную, а как результат закономерной связи древесной растительности и местообитания, б) наличие в тундровых напочвенных покровах ряда элементов, тундре несвойственных и являющихся выходцами из лесной зоны, в) сочетание ярусов напочвенно-тундрового, древесно-лесного и кустарникового, нигде не повторяющееся». Лесков (1940) в очерке о редколесьях бассейна р. Полуя подчеркивает, что редколесья лесотундры представляют тип, отличный по фитоценотической структуре от лесного. «Редколесья как тип ценозов с характерной структурой и взаимоотношениями между ярусами широкой полосой простираются вдоль северной окраины лесной зоны. Следовательно, они не есть явление местное, не есть явление временное. Это такой же зональный ландшафтный тип, как например, лес, степь, тундра. Поэтому необходимо введение особого наименования для этого зонального типа растительных группировок, ... наиболее удобным, наи-

Рис. 2. Лиственничная (*Larix gmelinii*) редина. (Фото Н. В. Ловелиуса).



более жизненным термином будет термин редколесье» (выделено нами. — *В. Д.*) (1940 : 275). А. П. Шенников (1940 : 39), характеризуя лесную растительность на северо-востоке европейской части СССР, в северной части лесной зоны выделяет «редколесную» зону, облик ее определяют «леса», которые «правильнее толковать как мозаичный комплекс фрагментов лесных, кустарниковых, моховых, мохово-лишайниковых и т. п. ассоциаций». Сочава (1957) относит к лесотундровым редколесьям насаждения с сомкнутостью древесного яруса от 0.2 до 0.4, а насаждения большей сомкнутости считает лесами. Б. А. Тихомиров (1962) отмечает, что для лесотундры характерны редколесья — растительные сообщества, где деревья угнетены и растут на значительном расстоянии друг от друга. З. М. Науменко (1966) считает, что лесотундровые редколесья нельзя рассматривать как однородные сообщества, они характеризуются мозаичным покровом. М. Н. Аврамчик (1969) отмечает, что по составу нижних ярусов лесотундровые редколесья в северной части подзоны лесотундры напоминают растительные группировки, характерные для южной части тундровой зоны; лишь южнее древесный ярус действительно становится эдификатором, «подчиняя» себе другие растения. Б. Н. Норин (1961, 1964, 1979б) относит к лесотундровым редколесьям насаждения с сомкнутостью древесного яруса от 0.1 до 0.3 (0.4) и характеризует их как растительные группировки со сложной ценотической структурой, в которых фрагменты лесных фитоценозов (древесный ярус в них является эдификатором) перемежаются на небольших участках с фитоценозами и их фрагментами нелесного (чаще всего тундрового) типа.

Близ северной границы лесотундры редколесья сменяются растительными группировками, сомкнутость древесного яруса в которых уже не превышает 0.1, а отдельно стоящие среди тундровой растительности деревья не формируют сомкнутого яруса и располагаются на расстоянии 10—30 м друг от друга. Такие растительные группировки в тундроведении принято называть рединами (рис. 2).

Впервые, вероятно, в тундроведении термин «редина» упоминает Н. И. Кузнецов (1916) при описании растительности Енисейской лесотундры, но употребляет его в разных значениях — то в смысле «редкий», «разреженный» («редина насаждений», с. 11), то имея в виду растительные группировки с несомкнутым древесным ярусом, в которых «деревья разбросаны по. . . площади лишайникового покрова и стоят иногда на 5 и более саженей (10 м и более. — *В. Д.*) друг от друга» (с. 8, 9). Позже, начиная с работ Л. Н. Тюлиной (1937) и Андреева (1938), термин «редина» находит широкое распространение в работах геоботаников-тундроведов и закрепляется в тундроведческой литературе. Рединами называют растительные группировки, в которых одиночно стоящие среди тундрового покрова деревья не формируют сомкнутого яруса. Именно в таком смысле употребляет этот термин Андреев (1938), характеризуя растительные группировки северной подзоны лесотундры на восточно-европейском Севере. В. С. Говорухин (1940) к рединам относит формации с одиночно стоящими среди тундры деревьями, характерные для лесотундры Евразии. Н. С. Водопьянова (1975, 1976) рассматривает редины, формирующиеся на верхней границе леса в горах Путорана, как тундровые группировки с вторгнувшимися в них растениями древесного яруса. Норин (1978, 1979а) определяет редины как комплекс фрагментов лесных сообществ, образованных отдельными деревьями, с тундровыми группировками, играющими ведущую роль в формировании растительного покрова.

Из этого краткого обзора видно, что многие исследователи Крайнего Севера выделяют редколесья и редины лишь по признаку разреженности древесного яруса, относя к первым насаждения с сомкнутостью древесного яруса 0.1—0.3 (0.4), ко вторым — с сомкнутостью менее 0.1, и не обращают при этом особого внимания на структуру и состав нижних ярусов.[3] Почти никто из исследователей не приводит убедительных доказательств того, что при сомкнутости 0.3 и меньше насаждения уже не являются лесами, а их следует относить к нелесному типу — редколесьям и рединам.[4] Почти полное отсутствие таких доказательств связано с трудностью использования этого показателя. Как отмечает F.-K. Holtmeier (1967), сомкнутость древесного яруса является очень изменчивым показателем, зависящим от вида древесного растения, доминирующего в древостое, стадии сукцессии, возраста древостоя, характера хозяйственного использования и ряда других причин. Этим и объясняется то, что исследователи в своих работах приводят неодинаковые «пороговые» величины сомкнутости при отнесении той или иной растительной группировки с участием древесного яруса к лесному или нелесному типу. Существенную помощь при этом может оказать положение А. А. Уранова (1965) о фитогенном поле, т. е. о пространстве, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения. Основываясь на этом положении, можно заключить, что лесом следует называть только такую растительную группировку, в которой фитогенные поля растений древесного яруса смыкаются (и перекрываются), формируя единое ценогенное поле (Катенин, 1972; Норин, 1987а, б), охватывающее своим влиянием всю площадь фитоценоза.[5] Под ценогенным полем понимается пространство, в пределах которого группа растений оказывает ценотическое влияние на растения других ярусов; это пространство более широкое, чем область фитогенных полей, образующих данную группу, вследствие синергического эффекта (Норин, 1987а). В таких фитоценозах их эдификатором является древесный ярус, регулирующий в той или иной степени состав и структуру всех ярусов. Как показали наши исследования (Демьянов, Ярмишко, 1983), полное смыкание полей влияния растений древесного яруса из

---

[3] Среди геоботаников-тундроведов нет единства во мнении, растительные группировки с какой сомкнутостью древесного яруса следует относить к редколесьям, а какие — к рединам. Салазкин (1934), Самбук (1932, 1937) и Н. В. Дылис (1939) насаждения с сомкнутостью древесного яруса 0.1—0.2 считают редколесьями, а Водопьянова (1975, 1976) относит таковые к рединам; Андреев (1933, 1956), Городков (1935), Говорухин (1940) к редколесьям относят насаждения с сомкнутостью 0.2—0.3; Тюлина (1937), Сочава (1956), Норин (1972), Пармузин (1979), С. А. Грибова (1980), А. П. Тыртиков (1983) редколесьями считают ценозы с сомкнутостью древесного яруса 0.1 (0.2)—0.4, а рединами — с сомкнутостью менее 0.1.

[4] Можно сослаться на работу В. Г. Колищука (1960), который считает, что в еловых фитоценозах Карпат на их верхнем пределе произрастания при сомкнутости 0.3 еще выражена средообразующая роль древесного яруса. Игошина (1964) отмечает, что изреживание редкостойной тайги (по направлению к северу) сопровождается усилением неоднородности (мозаичности) растительного покрова и при сомкнутости 0.2—0.3 возникают комплексные ассоциации, в которых древесный ярус уже не является эдификатором всего сообщества.

[5] П. Л. Горчаковский и С. Г. Шиятов (1985) полагают, что лесная растительная группировка может считаться фитоценозом, если в ней площадь фитогенных полей древесных растений равна половине площади, занимаемой сообществом, или превышает ее, а сомкнутость 0.1 может быть принята как минимальная величина при разграничении лесных фитоценозов от нелесных.

Larix gmelinii наблюдается при сомкнутости 0.3—0.4. При меньшей сомкнутости (0.2—0.3) в лесных фитоценозах возникают ниши, где влияние древесного яруса сводится к минимуму (здесь имеет место разрыв фитогенных полей соседних деревьев), и по этим нишам внедряются элементы, ранее вытеснявшиеся из лесных фитоценозов, или же получают хорошее развитие синузии нижних ярусов, которые сильно ограничивались древесным ярусом. Однако при сомкнутости менее 0.3 проявляется воздействие групп деревьев на среду обитания и вместе с тем на строение нижних ярусов — так называемый ценогенный эффект. Возникает ценогенное поле, площадь которого будет больше сумм площадей фитогенных полей отдельных деревьев, слагающих эту группу. Поскольку разреживание древесного яруса происходит неравномерно по площади, на отдельных участках влияние древесных пород на остальные ярусы почти полностью отсутствует, однако местами еще сохраняется перекрывание фитогенных полей в их группах — возникают редколесья с более сложной по сравнению с настоящими лесными группировками структурой, в которых лесные фитоценозы на небольших площадях перемежаются с фитоценозами нелесного (чаще всего тундрового) типа. В редколесьях фитогенные поля отдельных деревьев могут не смыкаться (хотя вследствие неравномерности размещения растений древесного яруса во многих группах их фитогенные поля смыкаются), но ценогенные поля групп сомкнуты, благодаря чему существует общее воздействие древесного яруса на нижние ярусы, хотя сила его значительно меньше, чем в пределах фитогенных полей. Постепенное разреживание древесного яруса, дальнейшее уменьшение размеров фитогенных полей приводят к тому, что при сомкнутости древесного яруса менее 0.1 фитогенные поля соседних деревьев полностью обособляются — редколесья переходят в редины. В результате полного разрыва и обособления полей влияния соседних деревьев в рединах остается влияние одиночных деревьев на растения нижних ярусов и, хотя оно может быть достаточно сильным (что особенно заметно в тех случаях, когда дерево имеет форму роста полустланика или стланика), площадь его не превышает размеров фитогенного поля отдельной особи растений древесного яруса и в рединах не возникает ценогенного поля групп.

В заключение отметим, что в тундроведении до сих пор не выработано единого критерия (критериев) для уточнения содержания понятий «редколесье» и «редина», хотя актуальность этого очевидна. Это, по мнению Норина (1979б : 9), «является не только терминологической задачей, а имеет принципиальное значение для познания закономерностей строения растительного покрова».

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 3, с. 410—420. — *Андреев В. Н.* Кормовая база Ямальского оленеводства. — Сов. оленеводство, 1933, вып. 1, с. 99—164. — *Андреев В. Н.* Лесная растительность Южного Тимана. — Тр. Полярн. комис. АН СССР, 1935а, вып. 24, с. 7—64. — *Андреев В. Н.* Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. — Тр. Полярн. комис. АН СССР, 1935б, вып. 22, с. 1—97. — *Андреев В. Н.* Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самолета. — Тр. НИИ полярн. земледелия. Сер. оленеводство, 1938, вып. 1, с. 7—132. — *Андреев В. Н.* Тундры. — В кн.: Карта растительности европейской части СССР масштаба 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 41—58. — *Андреев В. Н.* Заселение тундры лесом в современную эпоху. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 27—46. — *Андреев В. Н., Игошина К. Н., Лесков А. И.* Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья. — Сов. оленеводство, 1935, вып. 5, с. 171—406. — *Водопьянова Н. С.* Растительность юго-запада гор Путорана. — В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975, с. 122—140. — *Водопьянова Н. С.* Растительность гор Путорана. — В кн.: Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976, с. 11—31. — *Говорухин В. С.* Лесотундра Старого Света. — Учен. зап. географ. ф-та Моск. обл. пед. ин-та, 1940, т. 3, с. 57—88. — *Городков Б. Н.* Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Тобольск, 1916. 56 с. — *Городков Б. Н.* Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1926, вып. 19, с. 1—74. — *Городков Б. Н.* Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с. — *Городков Б. Н.* Изучение растительности Советской Арктики за последние 20 лет. — Сов. ботаника, 1938, № 1, с. 143—159. — *Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 209 с. — *Грибова С. А.* Предтундровые редколесья. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 83—86. — *Демьянов В. А., Ярмишко В. Т.* Ценотическая роль *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) в сообществах лесного, субгольцового и гольцового поясов на северо-западе плато Путорана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 908—916. — *Дылис Н. В.* Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени. — Бот. журн., 1939, т. 24, № 4, с. 314--338. — *Игошина К. Н.* Растительность Урала (очерк). — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 16, 1964, с. 83—230. — *Ильинский А. П.* Высшие таксономические единицы в геоботанике. — Сов. ботаника, 1935, № 5, с. 49—66. — *Ильинский А. П.* Растительность земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 458 с. — *Катенин А. Е.* Растительность лесотундрового стационара. — В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 118—259. — *Колищук В. Г.* Верхняя граница леса в Украинских Карпатах, ее современное положение и динамика: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1960. 16 с. — *Кузнецов Н. И.* Растительность Енисейской лесотундры. — В кн.: Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1914 г. Пг., 1916, с. 1—30. — *Лесков А. И.* Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 4, 1940, с. 176—253. — *Миддендорф А. Ф.* Растительность Сибири. — В кн.: Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1, отд. 4. СПб., 1867, с. 491—758. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с. — *Науменко З. М.* Северный предел распространения даурской лиственницы *Larix gmelinii* в приколымских районах. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 1, с. 40—49. — *Норин Б. Н.* Что такое лесотундра? — Бот. журн., 1961, т. 46, № 1, с. 21—38. — *Норин Б. Н.* Проблема лесотундры и задачи ее комплексного стационарного изучения. — В кн.: Проблемы Севера. Вып. 8. М.; Л.: Наука, 1964, с. 58—66. — *Норин Б. Н.* Редколесья северной границы и методика их изучения. — В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 65—69. — *Норин Б. Н.* Растительный покров центральной части урочища. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978, с. 133—162. — *Норин Б. Н.* Значение некоторых идей Б. Н. Городкова в исследованиях лесотундровых редколесий. (К 90-летию со дня рождения). — Бот. журн., 1979а, т. 64, № 11, с. 1553—1566. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979б. 200 с. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле. — Бот. журн., 1987а, т. 72, № 9, с. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии. — Бот. журн., 1987б, т. 72, № 10, с. 1297—1309. — *Пармузин Ю. П.* Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 295 с. — *Салазкин А. С.* Естественные кормовые угодья Мурманского округа. — Сов. оленеводство, 1934, вып. 1, с. 9—66. — *Самбук Ф. В.* Печорские леса (геоботанический очерк). — Тр. Бот. музея АН СССР, 1932, вып. 24, с. 63—250. — *Самбук Ф. В.* Краткий очерк растительности Таймыра. — Пробл. Арктики, 1937, № 1, с. 127—154. — *Сочава В. Б.* Предел лесов в горах Ляпинского Урала. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1930, вып. 22, с. 1—47. — *Сочава В. Б.* Темнохвойные леса. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 139—256. — *Сочава В. Б.* Тайга на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 9, с. 1408—1415. — *Тихомиров Б. А.* Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 89 с. — *Толмачев А. И.* О распространении древесных пород и о северной границе леса в области между Енисеем и Хатангой. — Тр. Полярн. комис. АН СССР, 1931, вып. 5, с. 1—29. — *Тыртиков А. П.* Редкостойные леса и редколесья севера Западной Сибири. — В кн.: Эколого-ценотические и географические особенности растительности. (К 100-летию В. В. Алехина). М.: Наука, 1983, с. 210—217. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. — Тр. АНИИ, 1937, т. 63, с. 83—180. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. — Тр. геоморфол. ин-та, 1932, вып. 4, с. 1—378. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. — Тр. СОПС. Сер. Кольск., 1935, вып. 10, с. 1—162. — *Шенников А. П.* К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 4, 1940, с. 35—46. — *Du Rietz*, *Fries T. C. E.*, *Tengwall T. A.* Vorschung zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeography. — Svensk. Bot. Tidskr., 1918. Bd 12, Hf 2, S. 145—170. — *Holtmeier F.-K.* Die Waldgränze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. Bonn, 1967. 164 S. — *Samuelsson G.* Studien über die Vegetation der Hochgebirgsgegenden von Dalarme. — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, 1917, Ser. 4, Bd 4, N 8, S. 1—252. — *Vahl M.* The growth-forms of some plant formations of swedish Lapland. — Dansk. Bot. Ark., 1913, vol. 1, N 2, p. 1—18.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 III 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.572.2

М. В. Баранова

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ РОДА *LILIUM* (*LILIACEAE*)

M. V. BARANOVA. A SYNOPSIS OF THE SYSTEM OF THE GENUS *Lilium* (*LILIACEAE*)

На основе комплекса признаков критически пересмотрена система рода *Lilium*. Выделена типовая монотипная секция, описаны 3 новые секции. Проведено внутрисекционное деление.

Lilium L.

1753, Sp. Pl. 1 : 302; Reichenb. 1828, Consp. Veget. : 65, stat. indef., p. p.; Baker, 1871, Gard. Chron., Jan. 28 : 104, p. p.; Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 227, excl. subgen. *Cardiocrinum*; Wils. 1925, Lil. East. As. : 17, p. p.; Woodcock a. Stearn, 1950, Lil. World. : 391; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 14; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 308; Комаров, 1935, Фл. СССР, 4 : 282, p. p.; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 98, p. p. — *Nomocharis* Franch. 1889, J. Bot. (Paris), 3 : 113, p. p.; Woodcock a. Stearn, 1950, Lil. World : 382, p. p.

Тип: *L. candidum* L.

Sect. 1. *Lilium*. — М. Баранова, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 94; она же, 1979, Фл. евр. части СССР, 4 : 239; Liang Sung Yun, 1980, l. c., 14 : 121, p. p., quoad typum. — *Lilium* a. *Eulirion* Endl. 1836, Gen. Pl. : 141, p. p., stat. indef. — *Lilium* subgen. *Eulirion* (Endl.) Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 228, p. p., quoad typum. — *Lilium* sect. *Liliastrum* Duby, 1828, Bot. Gall., 1 : 462, p. p., quoad typum. — *Lilium* sect. *Liriotypus* Aschers. et Graebn. 1905, Syn. Mitteleur. Fl., 3 : 172, p. p., quoad typum; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, quoad typum. — *Lilium* sect. *Leucolirion* Wils. 1925, Lil. East. As. : 17, p. p., quoad *L. candidum*; Комаров, 1935, Фл. СССР, 4 : 284.

Flores horizontales. Perianthium infundibuliforme album, tepalis externis lanceolatis, ad basin angustatis, internis orbicularis lanceolatus. Nectaria aperta plana. Stigma capitatum. Folia caulina et basalia alterna glabra. Bulbus aequilateralis, vix asymmetricus, squamis late lanceolatis.

Germinatio epigaea diuturna; folium primordiale elongato-obovatum basi attenuatum.

Sectio monotypica.

Typus: *L. candidum* L.

Цветки направлены в стороны. Околоцветник воронковидный, белый; листочки околоцветника наружного круга ланцетные, к основанию сужающиеся, внутреннего — округло-ланцетные. Нектарники открытые плоские. Рыльце головчатое. Листья стеблевые и приземные очередные голые. Луковица равнобокая слабо асимметричная; чешуи широколанцетные.

Прорастание семян надземное длительное; первый лист сеянца удлиненно обратнояйцевидный с оттянутым основанием.

Монотипная секция.

Тип: *L. candidum* L.

Sect. 2. Eurolirium M. Baranova, sect. nov. — *Lilium* subgen. *Martagon* (Endl.) Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 240, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Martagon* Duby, 1828, Bot. Gall., 1 : 462, p. p., excl. *L. martagon*; Комаров, 1935, Фл. СССР, 4 : 288, p. p.; Манденова, 1941, Тр. Тбил. бот. инст., 8 : 176, p. p.; М. Попова, 1970, Научни трудове на ВСИ «В. Коларов», 19, 1 : 18; Баранова, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 91, p. p.; Г. Кудряшова, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 97, p. p. — *Lilium* sect. *Liriotypus* Aschers. et Graebn. 1905, Syn. Mitteleur. Fl., 3 : 172, p. p., excl. typo; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, p. p.

Flores nutantes. Perianthium tiariforme vel tubuloso-tiariforme, tepalis lanceolatis flavis, rubris, albis. Nectaria aperta plana. Stigma clavatum, trilobum. Folia alterna lanceolata, saepe pilosa. Bulbi obliqui vel subaequilaterales, vix asymmetrici, squamis numerosis lanceolatis integris.

Germinatio epigaea vel transitoria, diuturna; folium primordiale lanceolatum, apice rotundatum, basi attenuatum.

Typus: *L. pyrenaicum* Gouan.

Цветки поникающие. Околоцветник чалмовидный или трубчато-чалмовидный; его листочки ланцетные, желтые, красные, белые. Нектарники открытые, плоские. Рыльце булавовидное трехлопастное. Листья очередные ланцетные, часто опушенные. Луковицы скошенные или почти равнобокие, слабоасимметричные; чешуи многочисленные ланцетные цельные.

Прорастание семян надземное или переходное, длительное; первый лист сеянца ланцетный со скругленной верхушкой и оттянутым основанием.

Тип: *L. pyrenaicum* Gouan.

Subsect. 1. *Alternifolia* Rouy, 1910, Fl. Fr., 12 : 409, s. str.; Г. Кудряшова, 1971, цит. соч. : 99, p. p. — *Lilium* subsect. *Sparsifolia* Manden. 1941, l. c. : 178, p. p., excl. typo, quoad ser. *Ledebouriana* («L. . .nae»); М. Попова, 1970, цит. соч. : 18.

Perianthium tiariforme, tepalis papillosis. Stylus ovario aequilongus vel eo sublongior.

Lectotypus: *L. carniolicum* Bernh. ex W. Koch.

Околоцветник чалмовидный; листочки околоцветника с сосочками; столбик равен завязи или немного превышает его по длине.

Лектотип: *L. carniolicum* Bernh. ex W. Koch.

Ser. 1. *Carniolica* M. Popova, 1970, Научни трудове на ВСИ «В. Коларов», 19, 1 : 18. — *Lilium* ser. *Chalcedonica* M. Popova, 1970, цит. соч. : 18. — *Lilium* ser. *Pyrenaica* M. Baranova, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 93.

Perianthium flavum, aurantiacum, rubrum.

Околоцветник желтый, оранжевый или красный.

Виды: *L. carniolicum* Bernh. ex W. Koch, *L. chalcedonicum* L., *L. pyrenaicum* Gouan, *L. albanicum* Griseb., *L. pomponium* L., *L. ciliatum* P. H. Davis, *L. artvinense* Miscz.

Ser. 2. *Ledebouriana* Manden. 1941, Тр. Тбил. инст., 8 : 178, «Ledebourianae»; Баранова, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 92.

Perianthium album. Seria monotypica.

Околоцветник белый. Ряд монотипный.

Вид: *L. ledebourii* Boiss.

Subsect. 2. *Sparsifolia* Manden. 1941, Тр. Тбил. бот. инст., 8 : 178, p. p., excl. ser. *Ledebouriana*. — *Lilium* subsect. *Alternifolia* Rouy; 1910, l. c. : 409, p. p., excl. typo; Г. Кудряшова, 1971, цит. соч. : 99, p. p., excl. *L. ledebourii*.

Perianthium tubuloso-tiariforme vel tubuloso-campanulatum, tepalis levibus. Stylus ovario duplo longior.

Typus: *L. monadelphum* Bieb.

Околоцветник трубчато-чалмовидный или трубчато-колокольчатый, листочки околоцветника гладкие. Столбик вдвое превышает завязь.

Тип: *L. monadelphum* Bieb.

Ser. 1. *Monadelpha* Manden. 1941, Тр. Тбил. бот. инст., 8 : 185. — *Lilium* ser. *Pontica* Manden. 1941, цит. соч.: 180.

Perianthium pallide flavum vel flavum. Species caucasicae.

Околоцветник бледно-желтый или желтый; виды Кавказа.

Виды: *L. monadelphum* Bieb., *L. kesselringianum* Miscz., *L. szovitsianum* Fisch. et Avé-Lall., *L. ponticum* C. Koch.

Ser. 2. *Rhodopaea* M. Popova, 1970, Научни трудове на ВСИ «В. Коларов», 19, 1 : 18.

Perianthium lucide flavum. Species montium Rhodopaeorum endemica. Seria monotypica.

Околоцветник ярко-желтый; эндемик Болгарии (Родопы). Ряд монотипный.

Вид: *L. rhodopaeum* Delip.

Sect. 3. *Martagon* Duby, 1828, Bot. Gall., 1 : 462, p. p.; Wils. 1925, Lil. East. As. : 61, p. p.; Комаров, 1935, Фл. СССР, 4 : 288, p. p. (ut sect. *Martagon* Wils. 1925); Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 98; Г. Кудряшова, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 98, p. p.; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 34, p. p.; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 154. — *Lilium* subgen. *Martagon* Reichenb. 1830, Fl. Germ. Exc., 1 : 103, p. p.; Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 240, p. p. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* (Endl.) Wils. 1925, l. c. : 50, p. p. quoad *L. tsingtauense*. — *Lilium* sect. *Sinolirium* Vrishcz, 1968, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 5 : 55, p. p., quoad *L. tsingtauense*. — *Lilium* subsect. *Verticillata* Rouy, 1910, Fl. Fr., 12 : 408; Манденова, 1941, цит. соч. : 176. — *Lilium* subsect. *Martagon* G. Kudr., 1971, цит. соч. : 98.

Flores nutantes, horizontales vel sursum directi. Perianthium tiariforme vel infundibuliforme, tepalis breviter orbiculari-lanceolatis succosis. Nectaria clausa rimiformia. Stigma parvicapitatum. Folia verticillata lanceolata vel late lanceolata, glabra. Bulbi subobliqui vel pectiniformes, squamis lanceolatis integris vel articulatis.

Germinatio hypogaea, diuturna; folium primordiale breviter lanceolatum apice acuminatum petiolatum.

Typus: *L. martagon* L.

Цветки поникающие, направлены в стороны или вверх. Околоцветник чалмовидный или воронковидный; его листочки округло-коротколанцетные, сочные. Нектарники закрытые, щелевидные. Рыльце мелкоголовчатое. Листья в мутовках, ланцетные или широколанцетные, голые. Луковицы слабоскошенные или гребневидные; чешуи ланцетные цельные или членистые.

Прорастание семян подземное длительное; первый лист коротколанцетный с заостренной верхушкой и черешком.

Тип: *L. martagon* L.

Ser. 1. *Martagon*. — Manden. 1941, цит. соч. : 176; М. Попова, 1970, цит. соч. : 18; Врищ, 1972, цит. соч. : 60.

Flores nutantes; perianthium tiariforme syringeum, atro-vinosum vel album. Inflorescentia longe racemosa. Seria monotypica.

Цветки поникающие; околоцветник чалмовидный сиреневый, темно-виннокрасный или белый; соцветие — длинная кисть. Ряд монотипный.

Вид: *L. martagon* L.

Ser. 2. *Disticha* Vrishcz, 1969, Бот. журн. 54, 2 : 251.

Flores horizontales vel nutantes; perianthium flavum vel aurantiacum, tepalis falcatis reflexis. Inflorescentia breviter racemosa.

Цветки направлены в стороны или поникающие; околоцветник желтый или оранжевый, его листочки серповидно отогнуты; соцветие коротококистевидное.

Виды: *L. distichum* Nakai, *L. hansonii* Leichtl. ex D. T. Moore.

Ser. 3. *Medeoloidea* Vrishcz, 1969, Бот. журн. 54, 2 : 254.

Flores nutantes; perianthium tiariforme rubrum. Inflorescentia racemosa vel breviter racemosa.

Цветки поникающие; околоцветник чалмовидный красный; соцветие кистевидное или короткокистевидное.

Виды: *L. debile* Kittlitz, *L. medeoloides* A. Gray.

Ser. 4. *Tsingtauensia* Vrishcz, 1968, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 5 : 55.

Flores sursum directi; perianthium infundibuliforme rubrum. Inflorescentia umbelliformi-racemosa. Seria monotypica.

Цветки направлены вверх; околоцветник воронковидный красный; соцветие — зонтиковидная кисть. Ряд монотипный.

Вид: *L. tsingtauense* Gilg.

Sect. 4. Pseudomartagon (Waugh) M. Baranova, comb. nov. — *Lilium* subgen. *Pseudomartagon* Waugh, 1899, Bot. Gazette, 27 : 239. — *Lilium* subgen. *Eulirion* (Endl.) Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 228, p. p.; Waugh, 1899, l. c. : 236, p. p. — *Lilium* subgen. *Martagon* (Endl.) Baker, 1874, l. c. : 240, p. p.; Waugh, 1899, l. c. : 238, p. p. — *Lilium* sect. *Martagon* Duby, 1828, Bot. Gall., 1 : 462, p. p. excl. typo; Врищ, 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1466, p. p. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* (Endl.) Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 98, p. p., excl. typo.

Flores nutantes vel horizontales, pedicellis longis sigmoideis. Perianthium tiariforme, campanulatum, tubulosum, tepalis difformibus. Nectaria aperta plana. Stylus ovario duplo-triplo longior; stigma clavatum trilobum. Folia verticillata, lanceolata ad ovata. Bulbi rhizomatoidei, stoloniferi, obliquati, squamis numerosis integris vel articulatis.

Germinatio hypogaea diuturna; folium primordiale breviter lanceolatum, apice acuminatum petiolatum.

Typus: *L. pardalinum* Kellogg.

Цветки поникающие или направлены в стороны на длинных S-образно изогнутых цветоножках. Околоцветник чалмовидный, колокольчатый, трубчатый; листочки околоцветника разные по форме. Нектарники открытые плоские. Столбик в 2—3 раза превышает завязь; рыльце булавовидное трехлопастное. Листья в мутовках, от ланцетных до яйцевидных. Луковицы корневищеподобные, столононосные, скошенные; чешуи многочисленные цельные или членистые.

Прорастание семян подземное длительное; первый лист сеянца коротколанцетный с заостренной верхушкой и черешком.

Тип: *L. pardalinum* Kellogg.

Subsect. 1. Superba M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* subsect. c. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, nom. invalid.

Bulbi stoloniferi, squamis parvis tepala interna basi late ovata. Species orae Oceani Atlantici, Americae Borealis.

Typus: *L. superbum* L.

Луковицы столононосные; чешуи мелкие. Листочки околоцветника внутреннего круга в основании широкояйцевидные. Виды Атлантического побережья Северной Америки.

Тип: *L. superbum* L.

Виды: *L. canadense* L., *L. michiganense* Farwell, *L. iridollae* M. G. Henry, *L. michauxii* Poiret, *L. grayi* S. Watson, *L. gazarubrum* Roane et Henry, *L. maryhenryae* Roane et Henry, *L. fortunofulgidum* Roane et Henry.[1]

Subsect. 2. Pardalina M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* subsect. b. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, nom. invalid.

---

[1] Для уточнения видового ранга последних трех видов, описанных в 1980 г. в Quarterly Bulletin North American Lily Society 34 (1) : 25—32, необходимы дополнительные исследования.

Bulbi rhizomatoidei, squamis parvis. Tepala interna late ovata, basi et apice attenuata. Species orae Oceani Pacifici Americae Borealis.

Typus: *L. pardalinum* Kellogg.

Луковицы корневищеподобные; чешуи мелкие. Листочки околоцветника внутреннего круга скруглены в основании, вверху оттянуты. Виды Тихоокеанского побережья Северной Америки.

Тип: *L. pardalinum* Kellogg.

Виды: *L. pitkinense* Beane et Vollmer, *L. vollmeri* A. Eastwood, *L. wigginsii* Beane et Vollmer, *L. maritimum* Kellogg, *L. occidentale* Purdy, *L. kelleyanum* Y. C. Lemmon, *L. parvum* Kellogg, *L. parryi* S. Watson.

Subsect. 3. Humboldtiana M. Baranova subsect. nov. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* subsect. a. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, nom. invalid.

Bulbi obliquati pectiniformes, squamis lanceolatis magnis. Tepala basi attenuata. Species orae Oceani Pacifici Americae Borealis.

Typus: *L. humboldtii* Roezl et Leichtl.

Луковицы скошенные, гребневидные; чешуи ланцетные, крупные. Листочки околоцветника в основании оттянутые. Виды Тихоокеанского побережья Северной Америки.

Тип: *L. humboldtii* Roezl et Leichtl.

Виды: *L. ocellatum* (Kellogg) Beane, *L. bolanderi* S. Watson, *L. columbianum* Hanson ex Baker, *L. washingtonianum* Kellogg, *L. rubescens* S. Watson, *L. kelloggii* Purdy.

Sect. 5. *Archelirion* (Baker) Wils. 1925, Lil. East. As. : 45; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 100, p. p., excl. *L. brownii*. — *Lilium* subgen. *Lilium* grex *Archelirion* Baker, 1871, Gard. Chron, January 28 : 104, p. p. excl. *L. tigrinum*. — *Lilium* subgen. *Archelirion* (Baker) Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 233, p. p. — *Lilium* sect. *Martagon* (Reichenb.) Wils. 1925, l. c. : 61, p. p. — *Lilium* sect. *Leucolirion* Wils. 1925, l. c. : 17, p. p. — *Lilium* sect. *Sinomartagon* Comber, 1949, l. c. : 101, p. p. excl. typo; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 138, p. p.

Flores nutantes horizontales vel sursum directi. Perianthium tiariforme vel infundibuliforme; tepalis externis lanceolatis, internis late lanceolatis, dimidio inferiore aliformiter dilatatis, basi breviter unguiculatis. Nectaria aperta plana. Stigma capitatum. Folia alterna coriacea breviter petiolata. Bulbi aequilaterales, vix asymmetrici, squamis late lanceolatis integris.

Germinatio hypogaea, rarius epigaea diuturna; folium primordiale breviter lanceolatum basi attenuatum, apice acutatum.

Typus: *L. auratum* Lindl.

Цветки поникающие, направлены в стороны или вверх. Околоцветник чалмовидный или воронковидный; листочки наружного круга ланцетные, внутреннего — широколанцетные, в нижней половине крыловидно расширенные, в основании с коротким ноготком. Нектарники открытые, плоские. Рыльце головчатое. Листья очередные кожистые, с коротким черешком. Луковицы равнобокие, слабоасимметричные; чешуи широколанцетные цельные.

Прорастание семян подземное, реже надземное длительное; первый лист коротколанцетный с оттянутым основанием и заостренной верхушкой.

Тип: *L. auratum* Lindl.

Subsect. 1. *Archelirion* (Baker) Vrishcz, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 35, s. str.

Perianthium tiariforme vel late infundibuliforme, tepalis maculatis, papillosis, eminentiis obsitis.

Typus: *L. auratum* Lindl.

Околоцветник чалмовидный или широковоронковидный. Листочки околоцветника пятнистые с сосочками и выростами.

Тип: *L. auratum* Lindl.

Виды: *L. speciosum* Thunb., *L. henryi* Baker.

Subsect. 2. Japonica M. Baranova, subsect. nov.

Perianthium infundibuliforme, tepalis emaculatis, papillis nullis.

Typus: *L. japonicum* Thunb.

Околоцветник воронковидный. Листочки околоцветника без пятен и сосочков.

Тип: *L. japonicum* Thunb.

Виды: *L. rubellum* Baker, *L. nobilissimum* Makino, *L. alexandrae* (Wallace) Coutts.

Sect. 6. *Regalia* M. Baranova, 1971, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 8 : 94. — *Lilium* sect. *Liriotypus* Aschers. et Graebn. 1905, Syn. Mitteleurop. Fl., 3 : 172, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Leucolirion* Wils. 1925, Lil. East. As. : 17, p. p., excl. typo; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101. — *Lilium* subgen. *Eulirion* Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 228, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Lilium*: Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 121, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Archelirion* auct. non Baker: Comber, l. c. : 100, quoad *L. brownii.*

Flores horizontales vel subnutantes. Perianthium tubuloso-campanulatum album, tepalis externis lanceolatis, internis obovatis, ad basin angustatis. Nectaria semiaperta sulcata. Stigma magnicapitatum. Folia alterna linearia vel anguste lanceolata, sessilia. Bulbi ovoidei, vix asymmetrici, squamis late lanceolatis.

Germinatio epigaea celeris; folium primordiale lanceolatum, longe petiolatum.

Typus: *L. regale* Wils.

Цветки направлены в стороны или слегка поникающие. Околоцветник трубчато-колокольчатый, белый. Листочки околоцветника наружного круга ланцетные, внутреннего — обратнояйцевидные, к основанию суживающиеся. Нектарники полуоткрытые, бороздчатые. Рыльце крупноголовчатое. Листья очередные или узколанцетные, сидячие. Луковицы яйцевидные слабоасимметричные, чешуи широколанцетные.

Прорастание семян надземное, быстрое; первый лист ланцетный с длинным черешком.

Тип: *L. regale* Wils.

Subsect. 1. Regalia M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Leucolirion* subsect. 6a. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 102, nom. invalid.

Perianthium tubuloso-campanulatum, tepalis internis basi angusta tertiam partem eius occupante. Caulis florifer parte hypogaea rectus. Species Chinae incolae.

Typus: *L. regale* Wils.

Околоцветник трубчато-колокольчатый; узкое основание листочка околоцветника внутреннего круга составляет 1/3 длины его пластинки. Цветоносный побег прямой в подземной части. Виды Китая.

Тип: *Lilium regale* Wils.

Виды: *L. sargentiae* Wils., *L. sulphureum* Baker, *L. leucanthum* Baker, *L. brownii* F. E. Brown ex Miellez.

Subsect. 2. Longiflora M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Leucolirion* subsect. 6b. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 102, p. p. nom. invalid.

Perianthium longe tubuloso-campanulatum, tepalis internis basi angusta dimidiam partem eius occupante. Caulis florifer parte hypogaea rectus. Species insularum Japoniae australium, insulae Taivan et Luson incolae.

Typus: *L. longiflorum* Thunb.

Околоцветник длиннотрубчато-колокольчатый; узкое основание листочка околоцветника внутреннего круга составляет 1/2 длины его пластинки. Цветоносный побег прямой в подземной части. Виды южных островов Японии и островов Тайвань и Лусон.

Тип: *L. longiflorum* Thunb.

Виды: *L. formosanum* Wallace, *L. philippinense* Baker.

Subsect. 3. Tubiflora M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Leucolirion* subsect. 6b. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 102, p. p., nom. invalid.

Perianthium anguste longe tubuloso-campanulatum. Caulis florifer parte hypogaea horizontalis. Species Indiae et Nepali.

Typus: *L. neilgherrense* Wight.

Околоцветник узко-длиннотрубчато-колокольчатый. Цветоносный побег растет горизонтально в подземной части. Виды Индии и Непала.

Тип: *L. neilgherrense* Wight.

Виды: *L. wallichianum* Schult. fil.

Sect. 7. *Sinomartagon* Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101, p. p., descr. angl.; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 138, p. p., descr. sin. — *Lilium* subgen. *Archelirion* Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 233, p. p., quoad *L. tigrinum*. — *Lilium* subgen. *Martagon* (Endl.) Baker, 1874, l. c. : 240, p. p. — *Lilium* sect. *Martagon* Wils. 1925, l. c. : 61, p. p., excl. typo; Комаров, 1935, Фл. СССР, 4 : 288, p. p.; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 34, p. p.

Flores nutantes. Perianthium tiariforme, tepalis externis lanceolatis, internis ovatis, apice attenuatis. Nectaria clausa rimiformia. Stigma clavatum vel parvicapitatum. Folia alterna sessilia. Bulbi ovoidei, squamis paucis orbiculari-triangularibus, basi latis.

Germinatio epigaea celeris; folium primordiale lineare vel anguste lanceolatum, vix petiolatum.

Typus: *L. davidii* Duchartre.

Цветки поникающие. Околоцветник чалмовидный; листочки околоцветника наружного круга ланцетные, внутреннего — яйцевидные с оттянутой верхушкой. Нектарники закрытые щелевидные. Рыльце булавовидное или мелкоголовчатое. Листья очередные, сидячие. Луковицы яйцевидные; чешуи немногочисленные, округло-треугольные с широким основанием.

Прорастание семян надземное быстрое; первый лист сеянца линейный или узколанцетный, черешок выражен слабо.

Тип: *L. davidii* Duchartre.

Subsect. 1. Davidiana M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Martagon* subsect. *Archelirion* (Baker) Vrishcz, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 35, p. p. — *Lilium* sect. *Martagon* subsect. *Martagon* — Врищ, 1972, цит. соч.: 52, p. p.

Flores inodori. Perianthium flavum, aurantiacum, rubrum, maculis magnis obscuris convexis notatum vel eis destitutum. Stigma clavatum vel parvicapitatum. Species Sibiriae, regionum orientalium ac centralium Chinae.

Typus: *L. davidii* Duchartre.

Цветки без аромата. Околоцветник желтый, оранжевый, красный с крупными выпуклыми темными пятнами или без них. Рыльце булавовидное или мелкоголовчатое. Виды Сибири, восточных и центральных районов Китая.

Тип: *L. davidii* Duchartre.

Ser. 1. *Amabilia* Vrishcz, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 44. — *Lilium* subsect. *Martagon* ser. *Tenuifolia* Vrishcz, 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1471, p. p., excl. typo; Врищ, 1972, цит. соч. : 72, p. p., excl. typo.

Stigma clavatum trilobum; tepala maculata.

Рыльце булавовидное трехлопастное; листочки околоцветника пятнистые.

Виды: *L. davidii* Duchartre, *L. willmottiae* Wils., *L. leichtlinii* Hook. f., *L. pseudotigrinum* Carr., *L. lancifolium* Thunb., *L. amabile* Palib.

Ser. 2. *Tenuifolia* Vrishcz, 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1471 (pro ser. subsect. *Martagon*), excl. *L. davidii*; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 72, excl. *L. davidii*.

Stigma parvicapitatum; tepala emaculata.

Рыльце мелкоголовчатое; листочки околоцветника без пятен.

Виды: *L. pumilum* Delile, *L. sinensium* Gandoger.

Subsect. 2. Cernua (Vrishcz) M. Baranova, comb. nov. — *Lilium* subsect. *Martagon* ser. *Cernua* Vrishcz, 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1466, p. p., excl. *L. kelloggii*; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 63, p. p.

Flores odorati. Perianthium syringeum vel album, maculis striiformibus parvis ornatum vel eis destitutum. Stigma parvicapitatum. Species Chinae occidentalis et Birmae borealis.

Typus: *L. cernuum* Kom.

Цветки ароматные. Околоцветник сиреневый или белый с мелкими в виде штрихов пятнами или без них. Рыльце мелкоголовчатое. Виды Западного Китая и Северной Бирмы.

Тип: *L. cernuum* Kom.

Виды: *L. lankongense* Franch., *L. taliense* Franch., *L. duchartrei* Franch., *L. wardii* Stern, *L. ninae* Vrishcz, *L. tianshanicum* Ivanova, *L. papilliferum* Franch., *L. ningnanense* J. M. Xu.[2]

Sect. 8. *Sinolirium* Vrishcz, 1968, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 5 : 51, p. p.; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 25. — *Lilium* sect. *Isolirion* Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 235, p. p., excl. typo, quoad *L. concolor*. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* Wils. 1925, Lil. East. As. : 50, p. p., excl. typo, quoad *L. concolor*. — *Lilium* sect. *Sinomartagon* subsect. 5b. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101, nom. invalid., quoad *L. concolor*. — *Lilium* sect. *Lophophorum* (Bur. et Franch.) Wang et Tang, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 129, quoad *L. concolor*.

Flores sursum directi. Perianthium late infundibuliforme, substellatum, tepalis conformibus, breviter lanceolatis. Nectaria clausa rimiformia. Stylus ovario brevior vel ei aequilongus. Stigma clavatum. Folia alterna pauca. Bulbi elongato-ovoidei aequilaterales, squamis paucis late lanceolatis integris.

Germinatio epigaea celeris. Folium primordiale lineare.

Typus: *L. concolor* Salisb.

Цветки направлены вверх. Околоцветник широковоронковидный, почти звездчатый; его листочки одинаковые по форме, коротколанцетные. Нектарники закрытые щелевидные. Столбик короче или равен завязи; рыльце булавовидное. Листья очередные немногочисленные. Луковицы удлиненно-яйцевидные, равнобокие; чешуи немногочисленные широколанцетные цельные.

Прорастание семян надземное быстрое; первый лист сеянца линейный.

Тип: *L. concolor* Salisb.

Виды: *L. buschianum* Lodd.

Sect. 9. *Pseudolirium* Wils. 1925, Lil. East. As. : 50, p. p.; Комаров, Фл. СССР, 4 : 284; Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 97, p. p., quoad subsect. 2d, nom. invalid.; Врищ, 1968, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 5 : 46; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 14; М. Попова, 1970, Научни трудове на ВСИ «В. Коларов», 19, 1 : 18; М. Баранова, 1979, Фл. евр. части СССР, 4 : 240. — *Lilium* subgen. *Isolirion* Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 226, p. p.; Waugh, 1899, Bot. Gaz. (Chicago), 27 : 237, p. p. — *Lilium* sect. *Liliastrum* Duby, 1828, Bot. Gall., 1 : 462, p. p., excl. typo, quoad *L. bulbiferum*. — *Lilium* sect. *Daurolirion* Comber, 1949, l. c. : 102. — *Lilium* sect. *Lophophorum* (Bur. et Franch.) Wang et Tang, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 129, quoad *L. dauricum*. — *Lilium* sect. *Martagon* auct. non Duby: Комаров, 1935, l. c. : 288, p. p., quoad *L. bulbiferum*. — *Lilium* sect. *Liriotypus* auct. non Aschers. et Graebn.: Comber, 1949, l. c. : 99, p. p., quoad *L. bulbiferum*.

Flores sursum directi. Perianthium infundibuliforme vel cyathiforme, tepalis externis lanceolatis, internis dimidio inferiore dilatatis, basi subito angustatis et in «unguem» attenuatis. Nectaria clausa rimiformia. Stylus ovario duplo-triplo longior. Stigma clavatum trilobum. Folia alterna lanceolata, sub inflorescentia saepe in verticillum approximata. Bulbi obliquati vel aequilaterales, vix asymmetrici, squamis lanceolatis integris vel articulatis.

---

[2] Вид описан в 1986 г. в «Чжиу яньцзю, Bulletin Bot. Res.», vol. 6, N 2, p. 67—70.

Germinatio hypogaea vel epigaea (interdum in specie eadem); folium primordiale anguste lanceolatum.

Typus: *L. catesbaei* Walter.

Цветки вверх направлены. Околоцветник воронковидный или кубковидный; листочки околоцветника наружного круга ланцетные, внутреннего — расширенные в нижней половине и внезапно суженные и оттянутые в основании в «ноготок». Нектарники закрытые, щелевидные. Столбик в 2—3 раза превышает завязь; рыльце булавовидное, трехлопастное. Листья очередные, ланцетные, под соцветием часто сближены в мутовку. Луковицы скошенные или равнобокие, слабоасимметричные; чешуи ланцетные цельные или членистые.

Прорастание семян подземное или надземное (иногда в пределах одного вида); первый лист сеянца узколанцетный.

Тип: *L. catesbaei* Walter.

Subsect. 1. Dahurica M. Baranova, subsect. nov.

Tepala interna in «unguem» quartam eius partem occupantem attenuata. Species Europae et Asiae incolae.

Typus: *L. pensylvanicum* Ker-Gawl.

«Ноготок» листочков околоцветника внутреннего круга составляет $^1/_4$ длины его пластинки. Виды Европы и Азии.

Тип: *L. pensylvanicum* Ker-Gawl.

Ser. 1. Bulbifera M. Baranova, ser. nov.

Tepala costata vel ecostata. Species europae.

Typus: *L. bulbiferum* L.

Листочки околоцветника с ребрами или без них. Европейские виды.

Тип: *L. bulbiferum* L.

Виды: *L. aurantiacum* Weston.

Ser. 2. *Dahurica* Vrishcz, 1968, Новости сист. высш. раст. (Ленинград), 5 : 47; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 15. — *Lilium* sect. *Daurolirion* Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 102.

Tepala ecostata, epapillosa. Species asiaticae.

Листочки околоцветника без ребер и сосочков. Азиатские виды.

Виды: *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., *L.* ×*maculatum* Thunb.

Subsect. 2. Philadelphica M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Pseudolirium* subsect. 2d. Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 99, nom. invalid.

Tepala interna in «unguem», dimidiam vel tertiam eius partem occupantem attenuata. Species Americae Borealis.

Typus: *Lilium philadelphicum* L.

«Ноготок» листочков околоцветника внутреннего круга составляет $^1/_2$ или $^1/_3$ длины его пластинки. Североамериканские виды.

Тип: *L. philadelphicum* L.

Виды: *L. catesbaei* Walter.

Sect. 10. Nepalensia M. Baranova, sect. nov. — *Lilium* subgen. *Eulirion* Baker, 1874, J. Linn. Soc. London (Bot.), 14 : 228, p. p., excl. typo, quoad *L. nepalense*. — *Lilium* subgen. *Martagon* Baker 1874, l. c. : 240, p. p., quoad *L. callosum*, *L. polyphyllum*. — *Lilium* sect. *Leucolirion* Wils. 1925, Lil. East. As. : 17, p. p., excl. typo, quoad *L. nepalense*. — *Lilium* sect. *Martagon* Wils. 1925, l. c. : 61, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Martagon* subsect. *Martagon*: Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 34, p. p., excl. typo, quoad *L. callosum*. — *Lilium* sect. *Sinomartagon* Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101, p. p., excl. typo; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 138, p. p., excl. typo. — *Lilium* sect. *Liriotypus* (Aschers. et Graebn.) Comber, 1949, l. c. : 99, p. p., excl. typo, quoad *L. polyphyllum*.

Flores nutantes. Perianthium tubuloso-tiariforme, tepalis elongato-lanceolatis. Nectaria semiaperta, sulcata. Stigma parvicapitatum, tuilobum. Folia alterna. Bulbi ovoidei, squamis lanceolatis, basi latis paucis.

Germinatio epigaea, celeris (in *L. polyphyllo* transitoria); folium primordiale lanceolatum.

Typus: *L. nepalense* D. Don.

Цветки поникающие. Околоцветник трубчато-чалмовидный; листочки околоцветника удлиненно-ланцетные. Нектарники полуоткрытые, бороздчатые. Рыльце мелкоголовчатое трехлопастное. Листья очередные. Луковицы яйцевидные, чешуи ланцетные, с широким основанием, немногочисленные.

Прорастание семян надземное быстрое (у *L. polyphyllum* переходное); первый лист сеянца ланцетный.

Тип: *L. nepalense* D. Don.

Subsect. 1. Nepalensia M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Liriotypus*, Comber, 1949, l. c. : 99, p. p. excl. typo, quoad *L. polyphyllum.*

Stylus ovario sesqui-duplo longior; folium primordiale late lanceolatum petiolatum. Perianthium flavum vel viridulo-flavum. Species montium Himalayi, Birmae, Laosi.

Typus: *L. nepalense* D. Don.

Столбик в 1.5—2 раза превышает завязь; первый лист сеянца широколанцетный с черешком. Околоцветник желтый или зеленовато-желтый. Виды Гималаев, Бирмы, Лаоса.

Тип: *L. nepalense* D. Don.

Виды: *L. primulinum* Baker, *L. poilanei* Gagnep., *L. arboricola* W. T. Stearn, *L. polyphyllum* D. Don.

Subsect. 2. Fargesiana M. Baranova, subsect. nov. — *Lilium* sect. *Sinomartagon* Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101, p. p.; Liang Sung Yun, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 138, p. p.

Stylus ovario aequilongus vel eo vix brevior; folium primordiale lanceolatum, vix petiolatum. Perianthium viridulo-flavum. Species Chinae Centralis et Austro-Occidentalis.

Typus: *L. fargesii* Franch.

Столбик равен или едва короче завязи; первый лист сеянца ланцетный, черешок выражен слабо. Околоцветник зеленовато-желтый. Виды Центрального и Юго-Западного Китая.

Тип: *L. fargesii* Franch.

Виды: *L. stewartianum* Balfour f., *L. xanthellum* Wang et Tang, *L. habaense* Wang et Tang.[3]

Subsect. 3. Callosa (Vrishcz) M. Baranova, comb. nov. — *Lilium* sect. *Martagon* subsect. *Mártagon* ser. *Callosa* Vrishcz, 1968, Бот. и зоолог. исслед. на Дальн. Вост. : 87; Врищ, 1972, Лилии Дальн. Вост. и Сибири : 77.

Stylus ovario brevior. Folium primordiale anguste lanceolatum, epetiolatum. Perianthium aurantiacum vel flavum. Species Chinae centralis et boreali-orientalis necnon Japonicae incolae. Subsectia monotypica.

Typus: *L. callosum* Sieb. et Zucc.

Столбик короче завязи; первый лист сеянца узколанцетный, черешок не выражен. Околоцветник оранжевый или желтый. Центральный и Северо-Восточный Китай, Япония.

Монотипная подсекция.

Тип: *L. callosum* Sieb. et Zucc.

Sect. 11. *Lophophora* (Bureau et Franch.) Wang et Tang 1980, Fl. Reip. Pop. Sin., 14 : 134, p. p. — *Fritillaria* subgen. *Lophophora* Bureau et Franch. 1891,

---

[3] Вид описан в 1986 г. в «Юньнань чжиу яньцзю, Acta Bot. yunnanica», vol. 8, N 1, p. 51—52.

J. Bot. (Paris), 5 : 153, s. str. — *Lilium* subgen. *Lophophorum* (Bureau et Franch.) Wils. 1925, Lil. East. As. : 103. — *Lilium* subgen. *Leucolirion* Wils. 1925, l. c. : 17, p. p. — *Lilium* sect. *Sinomartagon* Comber, 1949, Lily Year Book, 13 : 101, p. p., excl. typo. — *Nomocharis* (Franch.) Balfour fil. 1918, Trans. Bot. Soc. Edinb., 27 : 298, p. p.

Flores nutantes (in *L. paradoxo* sursum directi). Perianthium campanulatum, tepalis ovatis, haud reflexis apice acuminatis. Nectaria aperta, plana, brevia. Stigma clavatum vel parvicapitatum. Folia alterna (in *L. paradoxo* verticillata). Bulbi ovoidei, squamis lanceolatis acuminatis.

Germinatio epigaea celeris; folium primordiale lanceolatum.

Typus: *L. sherriffiae* Stearn.

Цветки поникающие (у *L. paradoxum* направленные вверх). Околоцветник колокольчатый; его листочки яйцевидные, неотогнутые, сверху заостренные. Нектарники открытые, плоские, короткие. Рыльце булавовидное или мелкоголовчатое. Листья очередные (у *L. paradoxum* в мутовках). Луковицы яйцевидные, чешуи ланцетные, заостренные.

Прорастание семян надземное, быстрое; первый лист ланцетный.

Тип: *L. sherriffiae* Stearn.

Subsect. 1. Lophophora M. Baranova, Subsect. nov.

Perianthium campanulatum; tepalis (tam externis, quam internis) aequilata vel subaequilata.

Typus: *L. lophophorum* (Bureau et Franch.) Franch.

Околоцветник колокольчатый; листочки околоцветника наружного и внутреннего кругов равные или почти равные по ширине.

Тип: *L. lophophorum* (Bureau et Franch.) Franch.

Виды: *L. bakerianum* Collett et Hamsley, *L. nanum* Klotzsch et Garcke, *L. sherriffiae* Stearn, L. triceps Klotzsch et Garcke.

Subsect. 2. Mackliniana M. Baranova, subsect. nov.

Perianthium late campanulatum, tepalis internis quam externa latioribus.

Typus: *L. mackliniae* Sealy.

Околоцветник ширококолокольчатый; листочки околоцветника внутреннего круга шире таковых наружного.

Тип: *L. mackliniae* Sealy.

Виды: *L. amoenum* Sealy, *L. georgei* (W. E. Evans) Sealy, *L. henrici* Franch., *L. paradoxum* Stearn, *L. sempervivoideum* Lévil., *L. souliei* (Franch.) Sealy, *L. medogense* S. Y. Liang.[4]

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 II 1988.

---

[4] Вид описан в 1985 г. в «Чжиу фэньлэй сюэбао, Acta phytotaxon. sin.», vol. 23, N 5, p. 392—.393

УДК 582.542.1. (571.1/5)(510) Бот. журн., т. 73, № 9

С. В. Бубнова

О ПОЛИМОРФНОМ ВИДЕ *PUCCINELLIA TENUIFLORA* (*POACEAE*)

S. V. BUBNOVA. ON A POLYMORPHIC SPECIES *PUCCINELLIA TENUIFLORA* (*POACEAE*)

Показано, что *Puccinellia tenuiflora* sensu lato является сложным полиморфным комплексом, состоящим из 6 морфологически и географически хорошо обособленных рас. Три из них описаны как новые виды, одна — как новая комбинация.

Во время путешествия по Забайкалью в 1829 г. Н. С. Турчанинов собрал часто встречающийся на солончаковых лугах злак и назвал его *Glyceria distans* var. *tenuiflora* Turcz. На одних гербарных этикетках он указал «In transbaicalensibus, 1829, leg. Turczaninow», на других — «In lapidosis pr. Selenginsk et ad acidulam Pogromez et orientali inter Jakutsk et Ochotsk inque Davuria. Turczaninow». К сожалению, сохранившиеся образцы Турчанинова с его пометками имеют лишь верхнюю часть растений. По этим сборам A. H. R. Grisebach (1853) выделил новый вид *Atropis tenuiflora* Griseb. с подробным латинским диагнозом, в котором, правда, отсутствовали размеры нижних цветковых чешуй и пыльников. Автор обращал внимание на большую раскидистую метелку с тонкими шероховатыми (!) веточками и на колоски с закругленно-тупыми нижними цветковыми чешуями. Позже Турчанинов (Turczaninow, 1856) повторил диагноз Grisebach в своей «Flora Baicalensi-Dahurica». F. Scribner и E. Merrill (1910) в работе о злаках Аляски обнародовали новую комбинацию *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribner et Merr. и дали подробное описание, которое не соответствовало типу вида, выделенному Grisebach : они ошибочно отнесли к нему растения, собранные на Аляске. Растения с Аляски были описаны позже Th. Sørensen (1950) под названием *P. interior* Sørensen; к ним относятся и те, что были определены Scribner и Merrill как *P. tenuiflora*. *P. tenuiflora* и *P. interior* действительно сходны по многим количественным признакам, а очень мелкими нижними цветковыми чешуями отличаются почти от всех видов рода. Эти виды, однако, принадлежат разным секциям рода и легко различаются по величине пыльников: у *P. interior* они очень мелкие — около 0.5 мм дл., а у *P. tenuiflora* — 0.9—1.2 мм дл.

В. И. Кречетович (1934) во «Флоре СССР» приводил *A. tenuiflora* (Turcz.) Griseb. для территории Средней Азии, Алтая, Предбайкалья и Забайкалья. Так как растения разных районов Сибири отличались от образцов Турчанинова, Кречетович наметил к описанию ряд видов, но не обнародовал их. Один из них — *P. caespitans*, в понимании Кречетовича, — был описан В. В. Ревердатто (1964) в качестве разновидности *P. tenuiflora* var. *capillifolia* Reverd. без указания типа и с очень коротким латинским диагнозом. T. Norlindh (1949) выделил с территории Монголии разновидность с крупными (1.3—1.6 мм дл.) пыльниками и голыми нижними цветковыми чешуями — *P. tenuiflora* var. *mongolica* T. Norlindh.

По алтайским сборам *P. tenuiflora* Л. П. Сергиевская (1961) обнародовала разновидность *P. tenuiflora* var. *tschuensis* Serg. с более крупными нижними цветковыми чешуями.

Отмечал неоднородность материала *P. tenuiflora* s. l. Н. Н. Цвелев (1964). Он предположительно отнес растения южных и северных (до Верхоянска) районов Якутии к китайскокорейскому виду *P. chinampoensis* Ohwi. Знакомство с протологом вида (Ohwi, 1935), описанием и рисунком в иллюстрированной флоре Китая (Keng, 1959), а также топотипом, хранящимся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), показало, что растения из Якутии отличаются от *P. chinampoensis* и представляют собой самостоятельный вид. Северная же граница распространения *P. chinampoensis*, по нашему мнению, едва ли выходит за пределы Китая.

При изучении злаков Центральной Азии Цвелев (1968) вновь отмечает полиморфный характер *P. tenuiflora*, но объем вида оставляет прежним, позже он (Цвелев, 1971) выделяет растения с Тянь-Шаня и Памира с небольшими метелками, гладкими веточками и более крупными пыльниками в отдельную расу *P. tenuiflora* subsp. *tianschanica*.

Как видно, почти все авторы отмечали полиморфные черты *P. tenuiflora* s. l.

Просмотр гербарного материала Гербария БИН (LE), Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР (NS), Томского государственного университета (TK), знакомство с природными популяциями *P. tenuiflora* s. l. во время полевых работ в Хакасии, Туве и Бурятии летом 1986 г. показали, что *P. tenuiflora* является сложным полиморфным комплексом, состоящим из 6 морфологически и географически хорошо обособленных рас. Три из них описываются нами как новые виды, одна — как новая комбинация.

Ниже мы приводим описания, синонимику, особенности распространения и карты ареалов, а также таблицу для определения видов, выделенных нами из состава *P. tenuiflora* s. l.

P. jacutica Bubnova sp. nov. — *P. chinampoensis* auct. non Ohwi: Цвелев, 1964, Аркт. Фл. СССР, 2 : 200. — *P. tenuiflora* auct. non Griseb. nec Scribner et Merr.: Михалева, 1974, Определ. высш. раст. Якутии : 80, p. max. p. — *P. kulundensis* auct. non Serg.: Цвелев, 1976, Злаки СССР : 504, p. p. — Planta perennis culmis sat tenuibus rectis ad 60 cm altis, caespitulum haud magnum formantibus, vaginis viridibus, residuis stramineis vaginarum foliorum emortuorum haud numerosis immixtis, compacte involucratis. Laminae foliorum angustae, convolutae, acutiusculae, virides, medium culmi attingentes, secus nervos scabrae, ligula pellucida hastata 1.75—2.75 mm longa, dorso pauciaculeolata. Panicula 8—15 cm longa, laxa sat angusta, ramulis tenuibus, totis minute aculeolatis, ab axi per 5—6 abeuntibus, strictis brevibus paucispiculatis. Spicula laxa 4—6-flora, 6—7.5 mm longa. Glumae acutiusculae lanceolatae, inferior (0.7) 0.9—1.4 mm longa, superior vero (1.2) 1.4—2.0 mm longa. Lemma acutiusculo-lanceolatum, 2.0—2.5 (2.75) mm longum, viridulo-violaceum margine aureum, inferne secus nervos longe pilosum. Palea superior obtusiuscula bidentata, secus carinas superne ad $^{2}/_{3}$ dense aculeolata. Antherae magnae 1.2—1.65 mm longae violaceae.

Typus: RSSA Jacutia, distr. Verchojansk, vallis fl. Dulgalach, ad marginem fenisicii, pratum graminosum, 10 VII 1946, V. A. Scheludjakova (LE).

Affinitas. A *P. tenuiflora* s. str. panicula angusta laxa, spicula pluriflora, lemmatibus majoribus conspicue pilosis necnon antherarum dimensionibus differt.

Distributio. RSSA Jacutia. Species endemica (fig. 1).

Многолетнее растение с относительно тонкими прямостоячими, до 60 см выс., стеблями, образующими небольшую дерновинку. Влагалища зеленые, плотно облегающие стебли с небольшим числом соломенно-желтых остатков влагалищ отмерших листьев. Листовые пластинки узкие, свернутые, островатые, зеленые, достигающие половины длины стебля, по жилкам шероховатые. Язычок 1.75—2.75 мм дл., прозрачный, копьевидный, с небольшим числом шипиков по спинке. Метелка 8—15 см дл., рыхлая, относительно узкая, с тонкими мелкошиповатыми по всей длине веточками. Веточки отходят от оси по 5—6, вверх торчащие, короткие, с небольшим числом колосков. Колосок 6—7.5 мм дл., рыхлый, 4—6-цветковый. Колосковые чешуи островатые, ланцетные, нижние (0.7) 0.9—1.4 мм дл., верхние (1.2) 1.4—2.0 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.0—2.5 (2.75) мм дл., островато-ланцетные, зеленовато-фиолетовые, по краю золотистые, в нижней части по жилкам с длинными волосками. Верхние цветковые

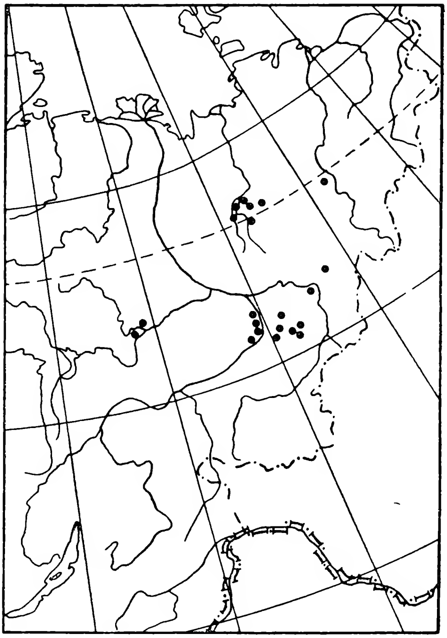


Рис. 1. Ареал *Puccinellia jacutica*.

чешуи туповатые, двузубчатые, по килям вверху на $^2/_3$ густо покрыты мелкими шипиками. Пыльники крупные, 1.2—1.65 мм дл., фиолетовоокрашенные.

Тип: Якутия, Верхоянский р-н, долина р. Дулгалах, окраина сенокоса, злаковый луг, 10 VII 1946, В. А. Шелудякова (LE).

Родство. От *P. tenuiflora* s. str. отличается рыхлой узкой метелкой, бо́льшим числом цветков в колоске, более крупными нижними цветковыми чешуями с заметным опушением на них и размерами пыльников.

Распространение. Якутская АССР. Эндемик (рис. 1).

P. kalininiae Bubnova sp. nov. — Planta perennis laxe caespitosa. Culmi inferne subincurvati, superne recti 20—40 cm alti, viridulo-glaucescentes. Folia radicalia pauca angusta 5—7 cm longa, ut culmi basi vaginis squamiformibus stramineis, superne viridibus liberis vestita. Folia culmea paniculam attingentia, angusta, convoluta, ligula membranacea rotundato-obtusiuscula 0.7—1.2 mm longa. Panicula initio compressa angusta, dein diffusa pyramidalis 5—12 cm longa, ramulis tenuibus scabris per 2 (3) e nodo oriundis. Spiculae 3—4 (5)-florae 3.7—4.2 mm longae, viridulo-violaceae. Glumae oblongae obtusiusculae margine ciliatae, inferior 0.9—1.0 mm longa, superior vero 1.2—1.6 mm longa. Lemma lanceolatum apice obtusiusculum margine ciliolatum aureum, 2.05—2.25 mm longum glabrum, raro basi pilis solitariis praeditum. Palea superior secus carinas glabra vel rarius superne aculeolis solitariis munita. Antherae (1.05) 1.2—1.4 mm longae (fig. 2, *1*).

Typus: Altai, Oirotia, distr. Kosch-Agacz. Vallis fluvii Tarchatta (in cursu medio fluminis). Syrtis lapidosa. Pratum graminosum, 23 VIII 1936, A. V. Kalinina, L. A. Sokolova, B. K. Schischkin (LE).

Affinitas. A *P. tenuiflora* s. str. panicula haud magna compressa, culmis vaginis squamiformibus obductis, lemmatibus ac antheris majoribus necnon oecologia differt. In regione montana stepposa crescit.

Distributio. Altai austro-orientalis. Species endemica (fig. 3, *1*).

Многолетнее рыхлодерновинное растение. Стебли внизу немного согнутые, вверху прямые, 20—40 см выс., зеленовато-сизоватые. Прикорневые листья 5—7 см дл., немногочисленные, узкие, одеты внизу, как и стебли, соломенно-желтыми чешуевидными влагалищами, вверху — свободными зелеными влагалищами. Стеблевые листья, достигающие метелки, узкие, свернутые. Язычок 0.7—1.2 мм дл., перепончатый, округло-туповатый. Метелка 5—12 см дл., вначале сжатая, узкая, позже раскидистая, пирамидальная с шероховатыми тонкими веточками, выходящими по 2 (3) из одного узла. Колоски 3.7—4.2 мм дл., 3—4 (5)-цветковые, зеленовато-фиолетовые. Колосковые чешуи продолговатые, туповатые, с реснитчатым краем; нижние 0.9—1.0 мм дл., верхние 1.2—1.6 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.05—2.25 мм дл., ланцетовидные, наверху притупленные, с реснитчатым золотистым краем, голые, редко с единичными волосками в основании. Верхние цветковые чешуи по килю голые или реже наверху с единичными шипиками. Пыльники (1.05) 1.2—1.4 мм дл. (рис. 2, *1*).

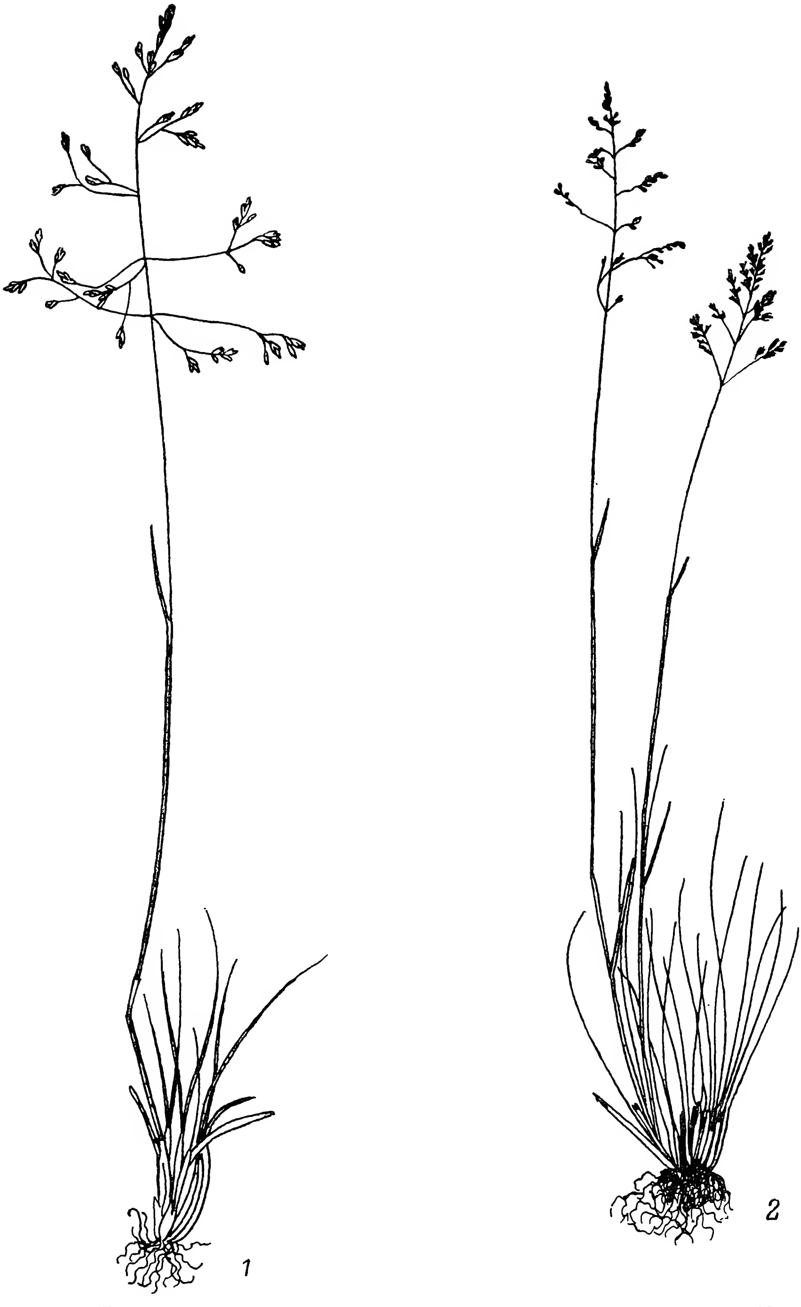


Рис. 2. Внешний вид *Puccinellia kalininiae* (*1*) и *P. kreczetoviczii* (*2*).

Тип: Алтай, Ойротия, Кош-Агачский аймак. Долина р. Тархатты (в среднем течении). Каменистая отмель. Злаковый луг, 23 VIII 1936, А. В. Калинина, Л. А. Соколова, Б. К. Шишкин (LE).

Родство. От *P. tenuiflora* s. str. отличается небольшой сжатой метелкой, наличием чешуевидных влагалищ в основании стеблей, более крупными нижними цветковыми чешуями и пыльниками, а также экологией. Произрастает в степном горном поясе.

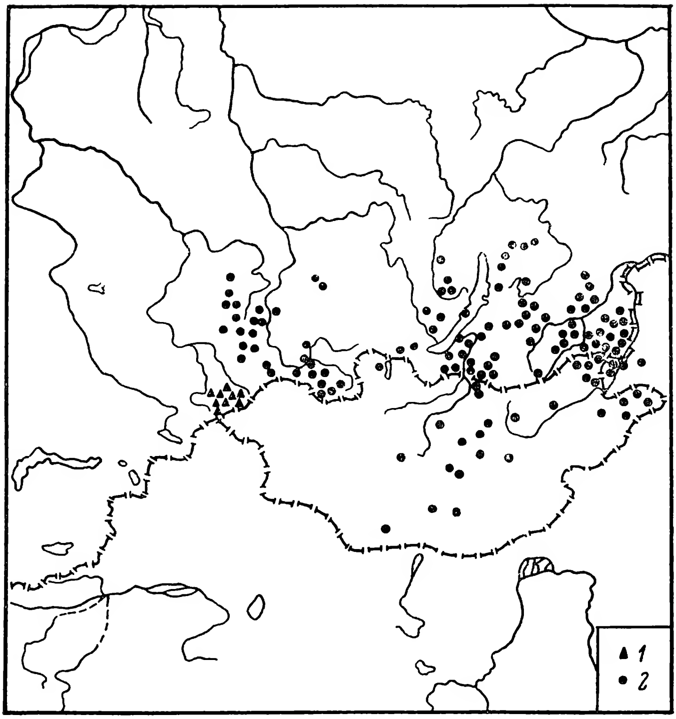


Рис. 3. Ареалы *Puccinellia kaliniae* (*1*) и *P. tenuiflora* (*2*).

Распространение. Эндемик Юго-Восточного Алтая (рис. 3, *1*). Назван в честь советского геоботаника А. В. Калининой, долгое время работавшей на Алтае и в Монголии, по сборам которой описан вид.

P. kreczetoviczii Bubnova sp. nov. — *P. caespitans* Krecz. in herb. — *P. tenuiflora* var. *capillifolia* Reverd. 1964, Фл. Краснояр. края, 2 : 98 — Planta perennis foliis radicalibus numerosis, caespitem densum formantibus. Culmi recti 10—40 cm alti, virides. Folia radicalia 3—11 cm alta, culmi partem quartam attingentia, angustissima convoluta setiformia, basi vaginis viridulis solidis vestita, ligula membranacea obtusiuscula pellucida 0.6—0.9 (1.1) mm longa, margine ciliolata. Panicula haud magna, pyramidalis diffusa 4—10 cm longa, ramulis paucis remotis inferne glabris superne sub spiculis scabris brevibus 2—4.5 cm longis e nodo binatim oriundis, paucispiculatis (4—12 spiculatis). Spicula violacea 3—4-flora. Glumae inaequaliter obtusiusculae, margine ciliolatae, inferiores 0.6—0.8 (1.0) mm longae, superiores 0.9—1.3 (1.5) mm longae. Lemmata acutiuscula glabra 1.5—2.25 mm longa. Paleae superiores glabrae vel rarissime superne aculeolis solitariis munitae. Antherae 0.9—1.3 (1.4) mm longae (fig. 2, *2*).

Typus: Regio Enissejensis, distr. Minussinsk, lacus Schiro; in syrtibus arenoso-argillosis efflorescentiis salis ornatis, n° 471, 9 VI 1910, V. I. Smirnov (LE, isotypus LE).

Affinitas. A *P. tenuiflora* s. str. foliis radicalibus brevibus numerosis, paniculae haud magnae diffusae ramulis remotis levibus necnon lemmatibus acutiusculis differt.

Distributio. Pars australis prov. Krasnojarsk (Chakassia inclusa), Tuva, Mongolia (fig. 4, *1*).

Многолетнее растение с многочисленными прикорневыми листьями, образующими густую дерновину. Стебли 10—40 см выс., прямостоячие, зеленые.

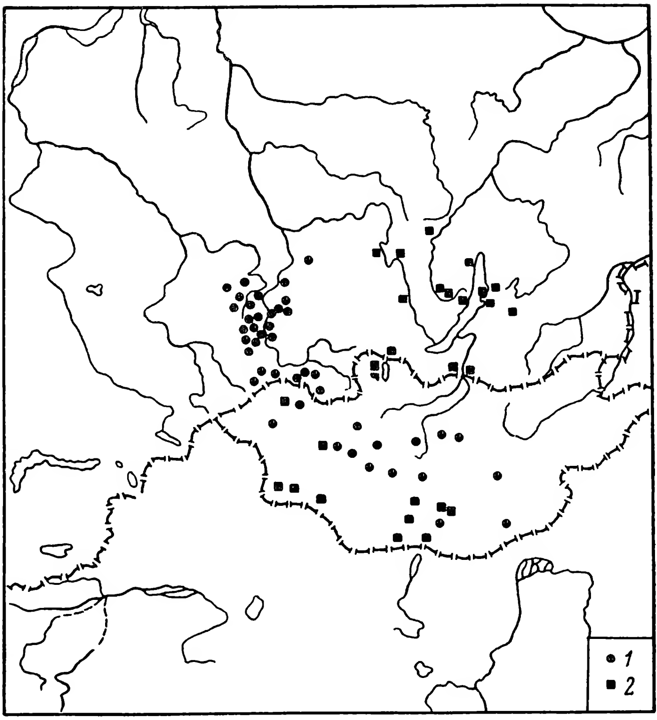


Рис. 4. Ареалы *Puccinellia kreczetoviczii* (*1*) и *P. mongolica* (*2*).

Прикорневые листья 3—11 см дл., достигающие $^{1}/_{4}$ длины стебля, очень узкие, свернутые, щетиновидные, одеты внизу плотными зеленоватыми влагалищами. Язычок 0.6—0.9 (1.1) мм дл., перепончатый, туповатый, по краю с ресничками. Метелка 4—10 см дл., небольшая, пирамидальная, раскидистая, с немногочисленными расставленными внизу голыми, вверху под колосками шероховатыми короткими веточками, 2—4.5 см дл., выходящими по 2 из узла, с небольшим (4—12) числом колосков. Колоски фиолетовоокрашенные, 3—4-цветковые. Колосковые чешуи неровно-туповатые, по краям с ресничками, нижние 0.6—0.8 (1.0) мм дл., верхние 0.9—1.3 (1.5) мм дл. Нижние цветковые чешуи 1.5—2.25 мм дл., островатые, голые. Верхние цветковые чешуи голые или очень редко с единичными шипиками вверху. Пыльники 0.9—1.3 (1.4) мм дл. (рис. 2, *2*).

Тип: Енисейская губерния, Минусинский уезд. Оз. Широ. На песчано-глинистых отмелях с выцветами солей, n°471, 9 VI 1910, В. И. Смирнов (LE).

Родство. От *P. tenuiflora* s. str. отличается наличием многочисленных коротких прикорневых листьев, гладкими веточками небольшой расставленной метелки, островатыми чешуями.

Распространение. Юг Красноярского края (включая Хакасию), Тува, Монголия (рис. 4, *1*).

Назван в честь известного систематика, автора первой системы рода *Puccinellia* в СССР В. И. Кречетовича.

P. kreczetoviczii часто произрастает в одних сообществах с *P. tenuiflora* s. str. Наблюдения за этими видами в природе показали, что между ними существует репродуктивная изоляция вследствие разных сроков цветения, опыления и образования семян. Промежуточные формы не отмечены.

P. mongolica (T. Norlindh) Bubnova comb. nov. — *P. tenuiflora* var. *mongolica* T. Norlindh 1949, Fl. Mong. steppe : 105.[1] — Planta perennis 60—80 cm alta, culmis sat crassis rectis vel basi geniculatis, caespites laxos formantibus. Vaginae altae virides, dein stramineae latae. Folia basi culmorum pauca, culmea 2—4 mm lata, plana, acutiuscula, glabra, margine tantum aspera, ligula obtusiuscula 1—3 mm longa glabra. Paniculae laxae pyramidales 10—17 cm longae, ramulis ad 7 cm longis asperis, ab axi per 4—7 abeuntibus strictis; spiculae laxae, 4—5 florae, 3.5—4 (5.5) mm longae. Glumae acutiusculae lanceolatae, inferiores 0.7—1.1 mm longae, superiores 1.1—1.5 mm longae. Lemmata ovato-obtusata, viridulo-violacea, glabra 2.0—2.25 mm longa. Paleae superiores secus carinam glabrae. Antherae magnae 1.2—1.5 mm longae.

Typus: Mongolia: Doyen, in saliceto subhumido, flor., 26 VI 1935, n° 1065, Eriksson.

Affinitas. Species ut videtur hybridogena *P. macranthera* Krecz. × *P. tenuiflora* s. str. sed a parentibus paleis ac lemmatibus glaberrimis et foliis paucis latis mollibus glabris differt.

Distributio. Pars australis prov. Krasnojarsk, Tuva, prov. Irkutsk, Burjatia, Mongolia (fig. 4, *2*).

Многолетнее растение 60—80 см выс. с относительно толстыми прямостоячими или внизу коленчато изогнутыми стеблями, образующими рыхлые дерновины. Влагалища высокие, зеленые, позже соломенно-желтые, широкие. Листья в основании стеблей немногочисленные, листовые пластинки стеблевых листьев широкие, 2—4 мм шир., плоские, островатые, голые, лишь по краям шероховатые. Язычок 1—3 мм дл., туповатый, голый. Метелки 10—17 см дл., рыхлые, пирамидальные, с длинными (до 7 см) шероховатыми веточками, отходящими от оси по 4—7, вверх торчащие. Колоски 3.5—4 (5.5) мм дл., рыхлые, 4—5-цветковые, колосковые чешуи острошероховатые, ланцетные, нижние 0.7—1.1 мм дл., верхние 1.1—1.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи яйцевидно-притупленные, зеленовато-фиолетовые, голые, 2.0—2.25 мм дл. Верхние цветковые чешуи по килям голые. Пыльники крупные, 1.2—1.5 мм дл.

Тип: Монголия, Доиэн, на сыроватых солончаках, 26 VI 1935, n° 1065, Эриксон.

Родство. По-видимому, является гибридогенным видом от скрещивания *P. macranthera* Krecz. и *P. tenuiflora* s. str., но приобрел отличные от родителей стабильные признаки: совершенно голые нижние и верхние цветковые чешуи, немногочисленные голые, мягкие широкие листья.

Распространение. Юг Красноярского края, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Монголия (рис. 4, *2*).

P. tenuiflora (Griseb.) Scribner et Merr. s. str. 1910, in Contr. US Nat. Herb. 13, 3 : 78, quoad nom.; Kitagawa, 1939, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 89; Norlindh, 1949, Fl. Mong. steppe : 103, p. p. excl. var. *mongolica*; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб. 1 : 95; Черепнин, 1959, Фл. юж. ч. Краснояр. края, 2 : 77, p. p.; Keng, 1959, Fl. Ill. Pl. Prim. Sin. (Gram.): 232; Ревердатто, 1964, Фл. Краснояр. края 2 : 98, excl. var. *capillifolia*; Цвелев, 1968, Раст. Центр. Азии, 4 : 158, p. p.; Сергиевская, 1969, Фл. Забайк. 2 : 96; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 504, p. p.; Kitagawa, 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh.: 107; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 1 : 117; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монголии : 44, p. p.; Ломоносова, 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 310, p. p. — *Atropis tenuiflora* Griseb. 1852, in Ledebour, Fl. Ross. 4 : 389; Turczaninow, 1856, Fl. Baical.-Dahur. 2 : 333; Рожевиц, 1929, Фл. Забайк. 1 : 86; Кречетович, 1934, Фл. СССР, 2 : 493 p. p.; Соболевская, 1953, Консп. фл. Тувы : 34. — *Puccinellia manchurien-*

---

[1] Ввиду очень короткого латинского диагноза разновидности нами приводится для вида полный латинский диагноз.

sis Ohwi, 1935, Acta Phytot. et Geob. (Kyoto) 4, 1 : 32; Kitagawa, 1939, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 89.

Лектотип: «In transbaicalensibus, 1829, leg. Turczaninow» (LE). *P. tenuiflora* произрастает на солонцах, солончаках, влажных солонцеватых лугах, по берегам соленых озер, на кужирах, очень часто образует заросли. Ареал вида менее обширен, чем считалось ранее, он охватывает Хакасию, юг Красноярского края, Туву, Иркутскую и Читинскую области, а также Бурятию, Монголию и Китай (рис. 3, *2*).

P. tianschanica (Tzvelev) Ikonn. 1979, Опред. высш. раст. Бадахш.: 80. — *P. tenuiflora* subsp. *tianschanica* Tzvelev, 1971, Нов. сист. высш. раст. 8 : 79; он же, 1976, Злаки СССР : 504.

Растет на высокогорных солончаковых лугах Тянь-Шаня и Памира на высотах 3000—4500 м над ур. м.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Высокие растения, 40—80 см выс. Веточки метелки шероховатые. Прикорневые листья длинные, иногда достигающие метелки . . . . 2.

+ Растения более низкие, 10—40 (60) см выс. Веточки метелки гладкие или шероховатые. Прикорневые листья короткие, достигающие 1/4 длины стебля . . . . 4.

2. Метелки 10—18 см дл., рыхлые, пирамидальные, раскидистые, с длинными тонкими веточками. Нижние цветковые чешуи яйцевидные, голые или с единичными волосками. Верхние цветковые чешуи голые. Растения сырых солонцеватых лугов . . . . 3.

+ Метелки 8—15 см дл., очень узкие, нераскидистые, с очень короткими веточками. Нижние цветковые чешуи островато-ланцетные, в нижней части с длинными волосками. Верхние цветковые чешуи густо покрыты мелкими шипиками. Растения остепненных лугов . . . . *P. jacutica.*

3. Стебли толстые, прямостоячие или в основании коленчато изогнутые. Листья 2—4 мм шир., плоские, голые. Нижние цветковые чешуи 2.0—2.25 мм дл. Пыльники 1.2—1.5 мм дл. . . . . *P. mongolica.*

+ Стебли нетолстые, прямостоячие. Листья 1—2 мм шир., свернутые, шероховатые. Нижние цветковые чешуи 1.6—1.9 мм дл. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. *P. tenuiflora* s. str.

4. Прикорневые листья немногочисленные, б. м. широкие. Метелки 5—12 см дл., сжатые или раскидистые. Растения горных солончаковых лугов, 20—40 (60) см выс. . . . . 5.

+ Прикорневые листья многочисленные, образуют плотную дерновину, очень узкие, свернутые, 0.5—1 мм шир. Метелки 4—10 см дл., с шероховатыми короткими растопыренными веточками. Растения песчано-глинистых отмелей и сырых солонцеватых лугов, 10—40 см выс. . . . . *P. kreczetoviczii.*

5. Стебли в основании коленчато изогнутые. Метелки пирамидальные, раскидистые, с шероховатыми веточками. Колосковые и нижние цветковые чешуи по краю с хорошо выраженными ресничками. Растения Горного Алтая . . . . *P. kaliniiae.*

+ Стебли прямостоячие. Метелки ланцетовидные, сжатые, с гладкими веточками. Колосковые и нижние цветковые чешуи по краю без ресничек. Растения Тянь-Шаня и Памира . . . . *P. tianschanica.*

Автор благодарен сотруднику лаборатории систематики ЦСБС СО АН СССР В. В. Зуеву за выполненный им рисунок двух видов бескильниц.

ЛИТЕРАТУРА

Кречетович В. И. Род Бескильница — *Atropis* Rupr. — В кн.: Флора СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 460—494, 759—766. — *Ревердатто В. В.* Флора Красноярского края. Вып. 2. Томск: Изд-во ТГУ, 1964. 146 с. — *Сергиевская Л. П. Polypodiaceae — Chenopodiaceae.* — В кн.: Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 12, ч. 1. Томск: Изд-во ТГУ, 1961, с. 3071—3255. — *Цвелев Н. Н.* Род *Puccinellia* Parl. — Бескильница. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 2. М.; Л.: Наука, 1964, с. 178—208. — *Цвелев Н. Н.* Растения Центральной Азии. Вып. 4. Л.: Наука, 1968. 247 с. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о злаках флоры СССР. 6. — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 8, с. 57—83. — *Grisebach A. H. R. Atropis* Rupr. — In: Ledebour C. F. Flora Rossica. Vol. 4. Stuttgartiae, 1853, p. 388—390. — *Keng Y. L. Puccinellia* Parl. — In: Flora Illustralis Plantarum Primarum Sinicarum. *Gramineae.* Пекин: Кэсюэ чубаньшэ, 1959, p. 224—233. — *Norlindh T.* Flora of the Mongolian steppe and desert areas. Stockholm, 1949. 157 p. — *Ohwi J.* Symbolae ad floram Asiae Orientalis. II. — Acta Phytotax. et Geobot. (Kyoto), 1935, vol. 4, N 1, p. 30—33. — *Scribner F. L., Merrill E. D.* The grasses of Alaska. — Contr. US Nat. Herb., 1910, vol. 13, pt 3, p. 47—92. — *Sørensen Th. Puccinellia.* — In: Hultén E. Flora of Alaska and Yukon. Vol. 10. Lund: Gleerup, 1950, p. 1708—1717. — *Turczaninow N. S.* Flora Baicalensi-Dahurica. Vol. 2. Mosquae, 1856, p. 332—333.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 2 XI 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.324)

П. Ф. Голенкова, Е. А. Стародубцева

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ВОРОНЕЖСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

P. F. GOLENKOVA, E. A. STARODUBTSEVA.

AN ADDITION TO THE FLORA OF THE VORONEZH BIOSPHERE RESERVATION

Приводятся сведения о нахождении на территории Воронежского заповедника 33 новых видов растений. Из них 2 вида (*Carex remota*, *Senecio viscosus*) впервые указываются для Воронежской обл. Отмечено преобладание антропофитов среди новых видов, что свидетельствует о синантропизации флоры заповедника.

Флора Воронежского государственного биосферного заповедника (ВГЗ) изучена достаточно хорошо. В работах Л. Ф. Грунера (1877), Г. Э. Гроссета и Б. Н. Замятнина (1925, 1935), Б. М. Козо-Полянского (1931), В. Н. Ворошилова (1947), С. В. Голицына (1947), посвященных изучению флоры Воронежской обл., содержатся сведения и о флоре ВГЗ. Первой флористической сводкой является «Список растений, встреченных при геоботаническом обследовании участка Воронежского бобрового заповедника, проходящего по р. Усманке», составленный М. В. Николаевской (1938) в результате проведенных ею работ по изучению растительности ВГЗ. Этот список включает 543 вида высших сосудистых растений.

Специальные флористические исследования на территории заповедника были осуществлены в 1946—1947 гг. Голицыным. Составленный Голицыным на основании собственных сборов, гербарных материалов заповедника, критического пересмотра определений предшествующих ботаников список включает 973 вида растений заповедной территории и 82 вида из других частей Усманского бора (Голицын, 1961).

В 1971 г. опубликовано «Дополнение к списку растений Воронежского заповедника» (Иевлев и др., 1971). В нем приводится перечень 22 видов, бо́льшая часть которых является введенными в культуру древесными и кустарниковыми породами.

В работе «Растительный покров Воронежской области и его охрана» (Камышев, Хмелев, 1976) указывается на нахождение на территории заповедника трех бореальных видов: *Ledum palustre* L., *Linnaea borealis* L., *Oxalis acetosella* L. Однако при последующих ботанических обследованиях заповедника эти виды не были обнаружены.

Анализ геоботанических описаний Николаевской (1938, 1971) позволил выявить ряд видов, не вошедших в список Голицына (*Aster amellus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Galium mollugo* L., *Potentilla argentea* L.). Наличие этих видов подтверждено гербарными материалами и личными сборами авторов настоящей статьи.

При изучении водной флоры и растительности бассейна р. Воронежа Н. Ю. Хлызовой в водоемах заповедника впервые обнаружены *Lemna gibba* L., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.

В результате инвентаризации флоры в 1976—1980 гг., а также других флористических и геоботанических работ на территории ВГЗ обнаружено 33 новых вида высших сосудистых растений.

Actaea spicata L. — несколько экземпляров этого вида найдено в осиннике снытево-осоковом, кв. 541.

Arenaria procera Spreng. — найдена в кв. 362—363, вдоль просеки в сосняке зеленомошном, встречается также на открытых песчаных возвышениях, местами обильно. Этот вид мы рассматриваем в понимании П. Ф. Маевского (1964).

Bromopsis benekenii (Lange) Holub — на территории ВГЗ имеются находки этого вида, сделанные А. К. Скворцовым в дубняке, в 0.5 км севернее центральной усадьбы заповедника, 27 VII 1965 г., гербарные образцы хранятся в Гербарии Среднерусской возвышенности и сопредельных областей (Липецкая обл., заповедник «Галичья гора»). Нами вид собран в осиннике, кв. 487.

Campanula rapunculoides L. — несколько экземпляров вида обнаружено вдоль дороги у кордона Чистое.

Carex remota L. — найден в сырых понижениях, близ ручьев в дубняках и осинниках, кв. 440, 464.

Centaurea phrygia L. — отмечен на ж.-д. насыпи южнее ст. Беляево.

Dipsacus strigosus Willd. ex Roem. et Schult. — широко распространен в пойменных ольшатниках.

Geranium sibiricum L. — встречается группами на обочине дороги от кордона Чистое к кордону Борский.

Melica picta C. Koch. — группа особей этого вида найдена в дубняке в пойме р. Усмань, кв. 488.

Mollugo cerviana (L.) Ser. — обнаружен на песчаных незадернованных участках по насыпям ж.-д. линии Графская—Рамонь.

Ophioglossum vulgatum L. — единичные экземпляры найдены в дубняке в окр. пос. Бор, а также на пойменном лугу в кв. 355. Вид является редким на территории Центрального Черноземья (Камышев, 1978).

Polygonum persicaria L. — отмечен в кв. 486 и по сорным местам в кв. 545.

Rumex obtusifolius L. — по обочинам дорог, по сорным местам в окр. пос. Краснолесный, кв. 509.

Senecio viscosus L. — группа особей отмечена на сорном месте центральной усадьбы заповедника. Вид является новым для флоры Воронежской обл.

Seseli tortuosum L. — часто встречается на ж.-д. насыпях.

Spergula arvensis L. — отмечен на песчаных обнажениях вдоль дороги в сосняке в окр. пос. Пчельники, единично.

Обычными видами, массово встречающимися на ж.-д. насыпях, вдоль дорог, по сорным местам, стали *Carduus acanthoides* L., *Fagopyrum esculentum* Moench., *Galinsoga parviflora* Cav., *Abutilon theophrasti* Medik. А такие виды, как *Acer saccharinum* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Daphne cneorum* L., *Mahonia aquifolium* Nutt, *Morus nigra* L., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., *Prunus domestica* L., *Rhus typhina* L., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Syringa josikaea* Jacq. Fil., *Thuja occidentalis* L., интродуцированы в питомнике заповедника или используются в качестве декоративных на центральной усадьбе. Некоторые из них дичают и внедряются в естественные сообщества, это *Helianthus tuberosus* L., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.

Появление большинства отмеченных на территории ВГЗ видов прямо (занос) или косвенно (нарушение местообитаний) связано с деятельностью человека. Преобладание антропофитов среди новых видов свидетельствует о синантропизации флоры заповедника в результате значительной нарушенности его территории.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. Материалы к флоре Воронежской области. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1947, т. 52, № 3, с. 45—53. — *Голицын С. В.* О железнодорожных растениях. — Сов. ботаника, 1947, т. 15, № 5, с. 297—299. — *Голицын С. В.* Список растений Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1961. 101 с. — *Гроссет Г. Э., Замятнин Б. Н.* Новые материалы к флоре окрестностей г. Воронежа. — Бюл. об-ва естествоиспытателей при Воронеж. ун-те, 1925, т. 1, вып. 1, с. 9—16. — *Гроссет Г. Э., Замятнин Б. Н.* Новые материалы по инвентаризации флоры окрестностей г. Воронежа. — Тр. Воронеж. гос. ун-та, 1935, т. 7, с. 29—35. — *Грунер Л. Ф.* Конспект сосудистых растений, собранных в окрестностях г. Воронежа. — Тр. об-ва испытателей природы при Харьков. ун-те, 1877, т. 21, с. 4—124. — *Иевлев В. В., Молоткова И. И., Протоклитова Т. Б.* Дополнение к списку растений Воронежского заповедника. — Тр. Воронеж. гос. заповедника, 1971, вып. 17, с. 167—179. — *Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 116 с. — *Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. 184 с. — *Козо-Полянский Б. М.* В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на территории ЦЧО. М.: Учпедгиз, 1931. 184 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Николаевская М. В.* Типы почв и растительности на участке по р. Усманке Воронежского бобрового заповедника. — Тр. Воронеж. гос. заповедника, 1938, вып. 1, с. 5—41. — *Николаевская М. В.* Растительность Воронежского государственного заповедника. — Тр. Воронеж. гос. заповедника, 1971, вып. 17, с. 6—132.

Воронежский государственный
биосферный заповедник.

Получено 24 IV 1987.

УДК 581.9 (571.513+571.17)

Бот. журн., т. 73, № 9

Н. А. Некратова, С. Н. Выдрина, С. И. Михайлова, Л. Б. Сигарева, Н. Ф. Некратов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

N. A. NEKRATOVA, S. N. VYDRINA, S. I. MIKHAILOVA, L. B. SIGARJOVA, N. F. NEKRATOV. THE NEW AND RARE SPECIES FOR THE KUZNETSK ALATAU

Проведено флористическое изучение территории Кузнецкого Алатау в пределах Красноярского края и Кемеровской обл. Выявлены 2 вида, новых для Красноярского края, 25 — новых для Кузнецкого Алатау и местонахождения для 28 видов, редких или ранее не указывавшихся для района.

Несмотря на наличие ряда обобщающих флористических сводок (Крылов, 1927—1964; Черепнин, 1957—1967; Флора Красноярского края, 1960—1983) и некоторых специальных исследований (Седельников, 1979), территория Кузнецкого Алатау по-прежнему остается флористически недостаточно изученной. Кроме упомянутых литературных источников, данные по флоре Кузнецкого Алатау были взяты из работ: «Определитель высокогорных растений Южной Сибири» Л. И. Малышева (1968), «Определитель растений юга Красноярского края» (1979).

Кузнецкий Алатау относится к горам Южной Сибири, входит в состав Алтае-Саянской горной страны, являясь частью Салаиро-Кузнецкой обл., занимает площадь примерно в 38 тыс. км² между 53.5 и 56.5° с. ш. и 87—89° в. д. На западе он ограничен Кузнецкой впадиной, на севере и северо-западе — Колывань-Томским плато, на востоке — Минусинской межгорной впадиной, на юге — нагорьем Горной Шории (Олюнин, 1975; Алпатьев и др., 1976; Географический энциклопедический словарь, 1986). Его естественными границами являются на юге верховья р. Томь, на севере — р. Барзас и низовья р. Яя. На Кузнецком Алатау выделяются высокогорный пояс (подпояса гольцовый и подгольцовый) и горно-лесной (подпояса таежный и подтаежный) (Куминова, 1949, 1976).

В 1975—1986 гг. нами проводились ботанико-ресурсные исследования на Кузнецком Алатау в пределах высокогорий и горно-лесного пояса в бассейнах рек Белый Июс и Черный Июс (Красноярский край, Хакасская АО), а также в бассейнах рек Бельсу, Уса, Тутуяс, Средняя Терсь и верховьях рек Верхняя Терсь, Кия (Кемеровская обл.). Была собрана флористическая коллекция (около 1300 гербарных листов), после обработки которой выявлен ряд новых растений, ранее не отмеченных для Кузнецкого Алатау. В списке семейства расположены по системе Энглера. В пределах семейств роды и виды даны согласно сводке С. К. Черепанова (1981).

Сборы хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК). Гербарные образцы цитируются без указания коллекторов. В сборах участвовали Н. В. Сутормина, Е. Е. Тимошок, Г. В. Захарова, а также студенты-ботаники Томского университета, которым авторы выражают свою признательность.

Asplenium ruta-muraria L. Голарктический вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Указанные ранее местонахождения в окр. прииска Николаевского в верховьях р. Томь и по р. Мрассу (Крылов, 1927) относятся к Горной Шории.

Хакасская АО, долина р. Малая Сыя, южный остепненный склон, 780 м, 18 V 1980.

Cystopteris montana (Lam.) Desv. Голарктический вид. Довольно редкий в горах Южной Сибири (Крылов, 1927; Флора. . ., 1983). На Кузнецком Алатау был известен лишь по р. Сарала (Флора., ., 1983).

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, ручей Витальевский, кедрово-пихтовый лес, 8 VII 1975.

Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs (*D. spinulosa* (Sw.) Watt.). Голарктический вид, довольно редкий в горах Южной Сибири (Крылов, 1927; Флора. . ., 1983). Указан для территории Кузнецкого Алатау только в работе «Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР» (1983), где его местонахождения приведены по р. Томь и в северных предгорьях (западный макросклон Кузнецкого Алатау). Нами собран на восточном макросклоне.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, пихтовый лес, 2 VII 1976; верховья р. Пихтерек, пихтовый лес, 1200 м, 10 VIII 1977.

D. filix-mas (L.) Schott. Голарктический вид. В Сибири является третичным (плиоценовым) реликтом; бо́льшая часть местонахождений известна из черневой тайги Горной Шории и Западного Алтая (Куминова, 1960; Положий, Крапивкина, 1985). Корневища этого растения — ценное лекарственное сырье. На Кузнецком Алатау был известен только между дер. Змеинкой и г. Алатага, около ул. Чульжанова, с. Атаманова и в устье р. Барсук (Крылов, 1927).

Кемеровская обл., долина р. Средняя Терсь, окр. пос. Мутный, осиново-березово-пихтовый высокотравный лес, 300 м, 5 VIII 1978.

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt. Голарктический вид, редкий на Кузнецком Алатау; указан для северной части — в пределах высокогорного пояса (Седельников, 1979). Нами собран на восточном макросклоне в горно-лесном поясе.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, руч. Витальевский, кедрово-пихтовый лес, 8 VII 1975.

Polypodium vulgare L. Голарктический вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Указанные ранее местонахождения этого вида (Крылов, 1927) относятся к Горной Шории и Абаканскому хр.

Хакасская АО, бассейн р. Белый Июс, р. Систык-Жул, сев.-зап. склон, скалы, 710 м, 18 V 1980.

Thelypteris palustris Schott. Голарктический вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, руч. Витальевский, кедрово-пихтовый лес, 8 VII 1975.

Ephedra monosperma C. A. Mey. Азиатский вид, у нас находится на северо-западном пределе. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. рудника Улень (Флора. . ., 1983). Приведенные для Кузнецкого Алатау во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1927) местонахождения относятся к Горной Шории.

Хакасская АО, правый берег р. Белый Июс, окр. пос. Малая Сыя, крутой южный каменистый склон, 14 IX 1985.

Alopecurus glaucus Less. Голарктический вид, редкий в Западной Сибири (Крылов, 1928) и Красноярском крае (Флора. . ., 1964). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, долина р. Изекиюла, берег ручья, 700 м, 8 VIII 1986.

Calamagrostis obtusata Trin. В основном азиатский вид, редкий в субальпийском поясе гор Южной Сибири (Крылов, 1928; Флора. . ., 1964). Нами впервые собран в высокогорьях Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, Верховья р. Андат, альпийский луг, 1350 м, 11 VIII 1976; голец Спасский, субальпийский луг, 1250 м, 14 VII 1978; голец Знаменитовский, лесной луг, 1200 м, 12 VIII 1986.

C. phragmitoides C. Hartm. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен только из окр. пос. Берикульский (Крылов, 1928). Нами собран по всему Кузнецкому Алатау в горно-лесном и в нижней части подгольцового пояса до высоты 1200 м.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, руч. Леонтьевский, луг, 20 VII 1975 и др.

Elymus gmelinii (Ledeb.) Tzvel. (*Agropyron turczaninovii* Drob.). Азиатский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. пос. Берикульский (Крылов, 1928).

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, устье ручья Солгон, луг, 19 VII 1976; долина р. Изекиюла, берег ручья, 8 VIII 1986.

E. transbaicalensis (Nevski) Tzvel. (*Agropyron transbaicalense* Nevski). В основном сибирский вид. В Западной Сибири и Красноярском крае встречается нечасто (Крылов, 1928; Флора. . ., 1964). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, бассейн р. Туим, ручей Карыш, сев.-вост. склон, березово-лиственничный лес, 550 м, 23 VII 1980.

Festuca altaica Trin. Североамерикано-азиатский вид. Для Кузнецкого Алатау приводится впервые.

Хакасская АО, борт долины р. Малая Сыя, южный остепненный склон, 13 VI 1982.

F. gigantea (L.) Vill. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири является третичным реликтом широколиственных лесов (Положий, Крапивкина, 1985); основная часть местонахождений здесь связана с горно-лесным поясом Алтае-Саян. На Кузнецком Алатау был известен только из северных предгорий по р. Барзас (Крылов, 1928).

Кемеровская обл., долина р. Средняя Терсь, около пос. Мутный, осиново-березово-пихтовый лес, 300 м, 5 VIII 1978.

F. pseudovina Hack. ex Wiesb. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь по р. Урюп на горе Садат (Крылов, 1928).

Хакасская АО, бассейн р. Белый Июс, р. Курунжул, луг, 14 VI 1978.

Helictotrichon hookeri (Scribn.) Henrard (*H. asiaticum* (Roshev.) Grossh.). Североамерикано-азиатский вид. Редкий в альпийской области Алтая (Крылов, 1928), Западного и Восточного Саяна (Флора. . ., 1964; Определитель. . ., 1979), Кузнецкого Алатау (Определитель. . ., 1979; Седельников, 1979). Нами собран в нижней части горно-лесного пояса Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, борт долины р. Малая Сыя, юго-вост. остепненный склон, 700 м, 2 VII 1981; бассейн р. Туим, ручей Карыш, некрутой сев.-вост. склон, березово-лиственничный лес, 700 м, 2 VII 1981.

H. pubescens (Huds.) Pilg. Евразийский вид. В Западной Сибири и Красноярском крае распространен в южной части лесной и в лесостепной зоне, заходит в горно-лесной пояс (Флора. . ., 1964). Впервые приводится для высокогорий Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, верховья р. Малая Сыя, субальпийский луг, 1200 м, 12 VII 1981.

Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link (*H. macilentum* Steud.). В основном азиатский вид. В Западной Сибири и Красноярском крае известен главным образом из степных и лесостепных районов (Крылов, 1928; Флора. . ., 1964). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран в горно-лесном поясе.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, ручей Леонтьевский, луг, 22 VII 1975.

Melica altissima L. Евразийский вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., окр. пос. Чексу, водораздельный хребет, скалы, 26 VI 1982.

Poa argunensis Roshev. Монголо-сибирский вид. В Западной Сибири известен по каменистым склонам в альпийском поясе Алтая (Крылов, 1964). В Красноярском крае распространен только в южных степных районах (Флора. . ., 1964). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран в горно-лесном поясе.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, каменистые обнажения, 1180 м, 3 VII 1976.

P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom. Азиатский вид. В Западной Сибири известен из горных степей Юго-Восточного Алтая (Крылов, 1964). В Красноярском крае широко распространен в южных степных и лесостепных районах, заходит в Западный Саян (Флора. . ., 1964). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран в нижней части горно-лесного пояса.

Хакасская АО, долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, 10 VIII 1986; бассейн р. Туим, ручей Карыш, сев.-вост. склон, березово-лиственничный лес, 550 м, 23 VII 1980.

P. krylovii Reverd. Эндемичный вид Приенисейских степей. На Кузнецком Алатау был известен лишь из долины р. Сайгаши (Флора. . ., 1964).

Хакасская АО, борт долины р. Изекиюла около пос. Шипилинск, южный каменистый склон, 5 VIII 1986.

P. urssulensis Trin. Азиатский вид. Во «Флоре Западной Сибири» указывается только для верховья р. Урсул (Крылов, 1928). Во «Флоре Красноярского края» (1964) не отмечен. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау и Красноярского края.

Хакасская АО, долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, 10 VIII 1986.

Setaria viridis (L.) Beauv. Голарктический синантропный вид. В Западной Сибири распространен главным образом в южных равнинно-степных районах (Крылов, 1928), в Красноярском крае — также в степной зоне (Флора. . ., 1964). Нами впервые собран в горно-лесном поясе и в нижней части высокогорий Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, голец Знаменитовский, луг, 1200 м, 18 VIII 1986; долина р. Изекиюла около пос. Шипилинск, луг, 10 VIII 1986.

Carex amgunensis Fr. Schmidt. Евразийский вид, редкий в Западной Сибири и Красноярском крае (Крылов, 1929; Флора. . ., 1965). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Ранее приведенное местонахождение — дер. Тамбар на р. Урюп (Крылов, 1929) — находится за пределами Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, ручей Разведочный, березово-лиственничный лес, 900 м, 11 VI 1978.

C. enervis C. A. Mey. Азиатский вид. Распространен в равнинных степных районах Западной Сибири (Крылов, 1929) и Красноярского края (Флора. . ., 1965). Нами впервые собран на Кузнецком Алатау в нижней части горно-лесного пояса.

Хакасская АО, долина р. Изекиюля, луг 10 VIII 1986.

C. lasiocarpa Ehrh. Голарктический вид. Указан для Кузнецкого Алатау только со стороны Красноярского края (Определитель. . ., 1979). Нами собран на западном макросклоне Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., долина р. Тутуяс, осоково-сфагновое болото, 29 VI 1982.

C. melanantha C. A. Mey. В основном южносибирский вид. Во «Флоре Западной Сибири» (1929) указан только для гор Алтая. Во «Флоре Красноярского края» (1965) не отмечен. И. М. Красноборов (1976) указывает этот вид в числе широко распространенных в горнолесном поясе Западного Саяна. Л. И. Малышев (1968) приводит его для гор Тувы и Восточного Саяна. Нами впервые собран на Кузнецком Алатау.

Хакасская АО, голец Челбак-Таскыл, альпийский луг, 21 VII 1977.

C. muricata L. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири третичный реликт (Положий, Крапивкина, 1985). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., окр. пос. Чексу, долина ручья, 26 VI 1982.

C. orbicularis Boott. Центрально-азиатский вид, заходящий в горы Южной Сибири. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау. Местонахождение на гольце Подоблачный — 54° 30′ с. ш. и 89° 30′ в. д. — является самым северным для этого вида.

Хакасская АО, голец Подоблачный, тундра, 22 VI 1976; голец Челбак-Таскыл, альпийский луг, 15 VIII 1976.

C. praecox Schreb. Евразийский вид. В Западной Сибири и Красноярском крае обитает в степных, реже в лесных районах (Крылов, 1929; Флора. . ., 1965). Нами впервые собран на Кузнецком Алатау. Приведенное ранее местонахождение по р. Немир (Флора. . ., 1965) относится к Абаканскому хребту.

Хакасская АО, бассейн р. Белый Июс, р. Курунжул, луг, 14 VI 1978.

C. rupestris All. Голарктический вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь с гольца Пухтаскыл (Седельников, 1979).

Хакасская АО, голец Подоблачный, тундра, 1400 м, 22 VI 1976.

Calla palustris L. Голарктический вид. В Западной Сибири встречается в равнинных лесных районах (Крылов, 1929), в Красноярском крае — в лесостепных и реже в лесных районах (Определитель. . ., 1979). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау (горно-лесной пояс).

Кемеровская обл., по р. Тутуяс около пос. Аксасс, травяное болото, 29 VI 1982.

Juncus arcticus Willd. subsp. *alaskanus* Hult. Евразийско-североамериканский вид. Редкий в Западной Сибири и Красноярском крае; в Южной Сибири известен был только в высокогорьях Восточного Саяна и в Юго-Восточном Алтае (Крылов, 1929; Флора. . ., 1965; Малышев, 1968). Нами впервые собран на Кузнецком Алатау.

Хакасская АО, долина р. Большая Сыя близ устья ручья Солгон, луг, 9 VII 1976.

J. gerardii Loisel. Евразийский вид. В Западной Сибири распространен в степной области (Крылов, 1929). Во «Флоре Красноярского края» (1965) указаны только 3 местонахождения этого вида (в степной области). Имеются данные о его нахождении в Уленской котловине (Определитель. . ., 1979). Нами собран в горно-лесном поясе Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, близ ручья Солгон, луг, 12 VII 1976.

J. vvedenskyi V. Krecz. Среднеазиатско-монгольский вид. В Красноярском крае распространен в степных и лесостепных районах (Флора. . ., 1965). Нами впервые собран на Кузнецком Алатау (горно-лесной пояс).

Хакасская АО, долина р. Изекиюля, берег ручья, 8 VIII 1986.

Allium oliganthum Kar. et Kir. Монголо-южносибирский вид. Ареал включает Юго-Восточный Алтай, Казахстан, Монголию. Во «Флоре Красноярского края» (1967) не отмечен. Нами впервые собран на Кузнецком Алатау, что является первым сбором этого вида на территории Красноярского края.

Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, возле дороги, 2 VII 1976.

A. rubens Schrad. ex Willd. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь из окр. пос. Берикульский (Крылов, 1929) и по долине р. Каро (Флора. . ., 1967).

Хакасская АО, бассейн р. Изекиюла, низовья ручья Тургаюл, юго-вост. каменистый остепненный склон, 700 м, 2 VIII 1986.

A. stelleranum Willd. Восточносибирский вид. В Красноярском крае распространен в степной области, изредка заходит в лесную (Флора. . ., 1967). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, камни, 1180 м, 2 VII 1976; долина р. Малая Сыя, юго-вост. склон, 700 м, 2 VII 1981.

Veratrum nigrum L. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Западной Сибири и в Красноярском крае распространен в степной области и прилегающих районах лесной области, заходит в горы (Крылов, 1929; Флора. . ., 1967). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, лесной луг, 800 м, 10 VII 1976.

Goodyera repens (L.) R. Br. Голарктический вид. В Западной Сибири встречается в тенистых равнинных лесах и горах (Крылов, 1929). В Красноярском крае — редко в лесной области (Флора. . ., 1967). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Хакасская АО, бассейн среднего течения р. Белый Июс, верховья р. Сарык-Чул, пихтовый лес, 1 VIII 1980.

Salix cinerea L. Евразийский вид. В Западной Сибири распространен в лесной и степной области (Крылов, 1930). В Красноярском крае очень редкий вид, встречается в степных районах и в предгорьях Западного и Восточного Саяна (Флора. . ., 1967; Определитель. . ., 1979). Впервые найден на Кузнецком Алатау.

Хакасская АО, бассейн рек Большая Сыя и Собака, каменистый берег, 3 VII 1976; Кемеровская обл., верховья р. Уса, 16 VI 1977.

S. jenisseensis (Fr. Schmidt) B. Floder. В основном сибирский вид, указан был для Алтая, Западного и Восточного Саяна, Хамар-Дабана (Крылов, 1964; Малышев, 1968; Красноборов, 1976). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Кемеровская обл., долина р. Средняя Терсь близ устья р. Ивановка, березово-пихтовый лес, 750 м, 31 VII 1978.

Betula humilis Schrank. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау был известен лишь в районе гольца Пухтаскыл (Седельников, 1979). Нами отмечен на гольцах Спасских, Унгуре, Ольгинском и др.

Хакасская АО, голец Подоблачный, каменистые россыпи, 1380 м, 22 VI 1976.

Gypsophila altissima L. Евразийский вид. На Кузнецком Алатау редкий, был известен лишь из долин рек Улень и Тарбан (Флора. . ., 1976).

Хакасская АО, борт долины р. Малая Сыя, южный склон, 29 VI 1980.

Lychnis sibirica L. Монголо-сибирский вид. В Западной Сибири и в Красноярском крае распространен в степных и лесостепных районах (Крылов, 1958; Флора. . ., 1976). Для территории Кузнецкого Алатау в современных границах можно отнести только одно местонахождение этого вида — Чумай на р. Кия (Крылов, 1958). Нами приводится второе местонахождение.

Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, 12 VI 1978.

Ниже приведены виды, обычные для лесных районов Западной Сибири и Красноярского края, но не указанные для Кузнецкого Алатау во флористических работах. В каталоге Гербария им. П. Н. Крылова по ним отсутствуют указания на сборы с Кузнецкого Алатау.

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv. (Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, ручей Макаровский, лесной луг, 780 м, 18 VII 1978); *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub. (Хакасская АО, борт долины р. Изекиюла в окр. пос. Шипилинск, крутой юго-зап. склон, луг, 6 VIII 1986; бассейн р. Туим, ручей Карыш, березово-лиственничный лес, 550 м, 23 VII 1980; *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. (Хакасская АО, борт долины р. Малая Сыя, крутой юго-вост. остепненный склон, 700 м, 2 VII 1981); *Luzula pallescens* Sw. (Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, луг, 9 VII 1976); *Allium strictum* Schrad. (*A. lineare* L. var. *strictum* (Schrad.) Kryl.) (Хакасская АО, борт долины р. Изекиюла, южный остепненный каменистый склон, 3 VIII 1986; долина р. Малая Сыя, крутой юго-вост. остепненный склон, 700 м, 2 VII 1981); *Gypsophila patrinii* Ser. (Хакасская АО, борт долины р. Изекиюла, остепненный склон, 9 VIII 1986; борт долины р. Белый Июс, окр. пос. Малая Сыя, крутой юго-вост. склон, 14 IX 1985); *Stellaria graminea* L. (Хакасская АО, бассейн р. Большая Сыя, р. Собака, луг у дороги, 3 VII 1976); *S. palustris* Retz. (Хакасская АО, долина р. Большая Сыя, близ устья ручья Солгон, луг, 9 VII 1976).

ЛИТЕРАТУРА

Алпатьев А. М., Архангельский А. М., Подоплелов Н. Я., Степанов А. Я. Физическая география СССР (азиатская часть). Учебное пособие. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1976. 360 с. — *Ареалы* лекарственных и родственных им растений СССР. (Атлас) / Под ред. В. М. Шмидта. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 208 с. — *Географический* энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 528 с. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 379 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Т. 1—12. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1927—1964. — *Куминова А. В.* Растительность Кемеровской области. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1949. 167 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Куминова А. В.* Основные черты и закономерности растительного покрова. — В кн.: Растительный покров Хакассии. Новосибирск: Наука, 1976, с. 40—94. — *Малышев Л. И.* Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л.: Наука, 1968. 283 с. — *Олюнин В. Н.* Горы Южной Сибири. — В кн.: Равнины и горы Сибири. М.: Наука, 1975, с. 245—328. — *Определитель* растений юга Красноярского края / Под ред. И. М. Красноборова, Л. И. Кашиной. Новосибирск: Наука, 1979. 666 с. — *Положий А. В., Крапивкина Э. Д.* Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 158 с. — *Седельников В. П.* Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 167 с. — *Флора* Красноярского края. Вып. 1, 2, 4—10. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1960—1983; Вып. 3. Новосибирск: Наука, 1965. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Вып. 1—6. Красноярск, 1957—1967.

Научно-исследовательский
институт биологии и биофизики,
Томск.

Получено 14 V 1987.

УДК 582.951

Бот. журн., т. 73, № 9

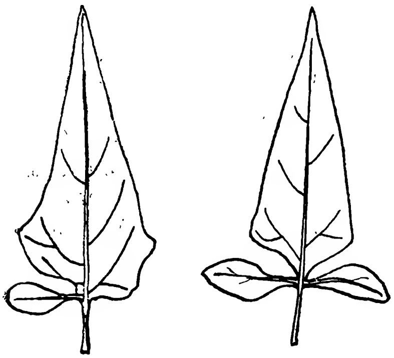
М. В. Марков

НАХОДКА *SOLANUM DULCAMARA* (*SOLANACEAE*) В НЕСВОЙСТВЕННОМ ЕМУ МЕСТООБИТАНИИ

M. V. MARKOV. THE FINDING OF *SOLANUM DULCAMARA* (*SOLANACEAE*) IN AN UNUSUAL HABITAT

При экспедиционном обследовании расположенных в Татарском Заволжье фрагментов каменистой степи, занимающих крутые склоны южных экспозиций, нами обнаружены небольшие популяции *Solanum dulcamara* L. Из литературы известно, что этот вид явно тяготеет к сильно увлажненным местообитаниям. По данным Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), он встречается в диапазоне увлажнения от влажно-лугового до свойственного местообитаниям прибрежной и водной растительности (ступени по шкале — от 71 до 105). А. И. Пояркова (1981) отмечает приуроченность паслена сладко-горького к сырым лесам и зарослям кустарников, особенно ольшанникам, по берегам рек, озер, прудов, влажным лугам. Как сорное, это растение указано, помимо обычных сырых мест, в более сухих биотопах южно-сибирских степей (Черняковская, 1935).

Нами экземпляры *S. dulcamara* были найдены на сухих вершинах склонов под большими известняковыми валунами на субстрате, состоящем из известнякового щебня. Обнаруженные экземпляры имели сильно одревесневшие стебли с прямостоячими (невьющимися) молодыми побегами, которые несли листья чаще цельные, но иногда с 1—2 маленькими долями при основании (см. рисунок).



Листья срединной формации особей *Solanum dulcamara*, произрастающих на известняковых осыпях.

Если бы находка была единичной, то ее, вероятно, надлежало занести в разряд случайных. Однако паслен сладко-горький найден в однотипной экологической ситуации сразу в четырех пунктах Татарии (с. Старый Кувак, р. п. Шугурово, дер. Каркали Лениногорского р-на и с. Татарская Дымская Бугульминского р-на). В первом пункте он произрастал бок о бок с такими типичными для каменистой степи видами, как *Astragalus cornutus* Pall. и *Jurinea arachnoidea* Bunge.

Обращение к Гербарию Казанского университета (KAZ) позволило установить, что из 39 образцов *S. dulcamara*, собранных в различных районах Татарии, 2 (судя по этикеткам) взяты на степных склонах — в 1928 и 1950 гг.

Таким образом, экологическая амплитуда этого вида гораздо шире, чем было принято полагать до сих пор.

ЛИТЕРАТУРА

Пояркова А. И. Семейство *Solanaceae* — Пасленовые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. 1981, с. 179—201. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: ГИЗ с.-х. лит., 1956. 472 с. — *Черняковская Е. Г.* Семейство *Solanaceae* — Пасленовые. — В кн.: Сорные растения СССР. Т. 4. 1935, с. 83—97.

Казанский государственный университет.

Получено 4 I 1988.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.002 : 634.948 (474.2)

М. Р. Цобель, К. Р. Цобель

ПРИМЕНЕНИЕ ЛОГЛИНЕЙНОГО АНАЛИЗА ПРИ ИЗУЧЕНИИ СУКЦЕССИЙ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЭСТОНИИ

M. R. ZOBEL, K. R. ZOBEL. THE APPLICATION OF LOGLINEAR ANALYSIS IN THE INVESTIGATION OF SUCCESSIONS OF FOREST COMMUNITIES IN THE SOUTH-EASTERN ESTONIA

Изучается влияние двух факторов — сукцессионного возраста (5 степеней) и микрорельефа (2 степени) — на встречаемость 31 вида травяно-кустарничкового яруса. При обработке данных использован новый метод прямого градиентного анализа — логлинейный анализ, который позволяет оценить статистическую значимость влияния экологических факторов на встречаемость отдельных видов. Для 29 видов влияние сукцессионного возраста значимое: встречаемость 6 видов выше на средних стадиях сукцессии, встречаемость 11 видов увеличивается, а 10 видов уменьшается в ходе сукцессии. Наличие групп видов, различающихся по сукцессионному «поведению», объясняется их экологией.

Основные закономерности сукцессий растительных сообществ изложены в ряде работ (Александрова, 1964; Knapp, 1974; Golley, 1977; Miles, 1979, и др.), но дискуссии по этой тематике продолжаются даже по самым ключевым вопросам: каким является механизм сукцессии, что вообще можно назвать сукцессией и т. д. Число работ, посвященных изучению сукцессий, велико, но результаты их часто противоречивы.

При изучении как временнóго, так и пространственного варьирования растительных сообществ возникают некоторые методические трудности, особенно если используются методы ординации. Для фитоценотических исследований характерна малая доля статистически достоверных результатов. Методы «классической» статистики часто не применимы для фитоценотических данных, а методы ординации, как правило, «нестатистические». Очевидно, необходимо искать новые статистические методы, которые учитывали бы своеобразие фитоценотических данных (большую долю нулей в таблицах, неизвестный тип распределения, нелинейность и многомерность).

В настоящей работе сделана попытка использовать новый метод прямого градиентного анализа — логлинейный анализ. В качестве примера используются данные о сукцессионном ряде лесных растительных сообществ.

Новый метод прямого градиентного анализа

Ординационные методы для изучения сукцессии использовали многие авторы (см.: Василевич, 1972; Austin, 1977; Миркин, Розенберг, 1978). Изучая содержательность результатов ординационных исследований пространственно-временнóго варьирования растительных сообществ, некоторые авторы (Noy-Meir, Whittaker, 1977; Whittaker, Gauch, 1978; Kessell, 1979) подчеркивали эффективность именно прямого градиентного анализа (ПГА). Основные статистические приемы такого типа анализа подробно изложены в книге П. Грейг-

Смита (1967): в зависимости от характера данных используются критерий Стьюдента, дисперсионный анализ, регрессионный анализ или вычисляются разные типы корреляционных коэффициентов. Использование в такого рода исследованиях дисперсионного анализа рассматривается Б. М. Миркиным и Г. С. Розенбергом (1978). Нестатистические методы ПГА приведены в работе R. H. Whittaker (1978).

При применении существующих методов градиентного анализа возникает ряд трудностей. Одна из более серьезных проблем — большая доля нулей в геоботанических таблицах. Как утверждают L. Legendre, P. Legendre (1983), цифра 0 в таблице еще не означает, что условия местообитания неблагоприятны для данного вида. Если все-таки обнаруживается значимая корреляция между обилием вида и фактором среды, то она еще не служит доказательством причинной зависимости между ними (Грейг-Смит, 1967). Табличные методы ПГА включают также ряд субъективных моментов, например предварительное «взвешивание» видов при упорядочении их в экологические ряды и т. д.

С учетом относительно «недетерминированного» характера растительных сообществ, а также недостатков существующих методов ПГА очевидно нужен метод, который дал бы статистически строгую основу для рассуждения о влиянии факторов среды на растительность. Таким методом может стать логлинейный анализ, который уже использовался в ПГА (см.: Austin et al., 1984). Логлинейные модели, разработанные L. Goodman (1970, 1971), можно применять в ПГА, если данными являются частоты встречаемости изучаемых объектов при определенных значениях одного или нескольких факторов среды. В этом случае получается так называемая таблица сопряженностей. В логлинейном анализе сама модель состоит из среднего члена и множества аддитивных параметров, каждый из которых соответствует эффекту одного фактора или эффектам взаимодействия нескольких факторов. Для оценки соответствия абстрактной модели эмпирическим данным используется критерий χ^2. Когда χ^2 вычисляется по методу наибольшего правдоподобия, возникает возможность разделить общее значение χ^2 модели по отдельным параметрам и таким образом оценить значимость всех возможных эффектов в модели. Это делается путем сравнения значений двух моделей, которые различаются только отсутствием или наличием интересующего нас параметра (эффекта). Разница между полученными двумя значениями χ^2 используется для определения значимости соответствующего эффекта (обзор логлинейных моделей см.: Аптон, 1982).

При применении логлинейного анализа не требуется учитывать никакие ограничительные предположения (например, тип распределения), кроме того, что данными анализа являются частоты. Такое преимущество дает возможность использовать этот тип анализа для изучения причин изменения встречаемости видов, так как фитоценологические данные содержат информацию о количестве пробных площадок, где определенный вид присутствует или отсутствует. Нами предложена идея (К. Цобель, 1986, K. Zobel, 1988) изучать влияние экологических факторов на встречаемость вида способом включения в таблицу сопряженности дополнительного «фактора» встречаемости (F), который имеет два уровня: F_1 — вид отсутствует на пробной площадке, F_2 — вид присутствует. Так можно на статистической основе изучить вопрос о влиянии факторов среды на встречаемость вида по значимости параметра взаимодействия между «фактором встречаемости» и факторами среды. Значимость и значения параметров, которые характеризуют прямое влияние факторов и взаимодействие их, сами по себе не представляют интереса, так как зависят от конкретного характера изученного материала.

Главным преимуществом такого анализа является то, что в модели автоматически учитываются разницы между количеством наблюдений (т. е. пробных площадок), которые сделаны при разных комбинациях уровней изучаемых экологических факторов. Также не требуется вычислять доверительные пределы предварительных оценок встречаемости видов, чтобы сравнить такие оценки; в процедуре анализа это делается автоматически.

«Фактор» F необязательно должен иметь только два уровня (качественный вариант). Кроме первого уровня F_1 (вид отсутствует), можно включить еще несколько уровней, например F_2 (вид присутствует с проективным покрытием менее n %), F_3 (вид присутствует с покрытием более n %). Такая модель (количественный вариант) используется и в настоящей работе. Мы изучили влияние двух факторов: микрорельефа (M, 2 уровня) и сукцессионного возраста (S, 5 уровней), поэтому модель имеет вид

$$v_{ijk}=\mu+\lambda_i^M+\lambda_j^S+\lambda_k^F+\lambda_{ij}^{MS}+\lambda_{ik}^{MF}+\lambda_{jk}^{SF}+\lambda_{ijk}^{MSF},$$

где v_{ijk} — натуральный логарифм ожидаемого числа наблюдений для ячейки i, j, k; μ — общее среднее всех v_{ijk}; $\lambda_i^M, \ldots, \lambda_{ijk}^{MSF}$ — параметры. Параметры имеют надстрочные индексы, показывающие, к какому фактору они относятся, и подстрочные, показывающие, к какому уровню они прилагаются (при качественном варианте $k=1, 2$, при количественном — $k=1, 2, 3$).

Конкретный анализ модели для этой работы был проведен по алгоритму M. Haber (1984). При помощи его программы можно анализировать все типы таблиц сопряженности.

Материал и методика

Мы изучили лесные сообщества снытево-таволгового типа в окр. с. Ярвселя Юго-Восточной Эстонии (названия типов даны по Lõhmus, 1984). На вырубках таких лесов встречается до семи различных сообществ. Это вполне объяснимо, так как типологический диапазон вырубок расширяется с повышением производительности леса (Мелехов, 1980). Сообщества в окр. с. Ярвселя пригодны для изучения сукцессий после рубок: во-первых, почвенные условия сравниваемых участков не изменяются, там распространены светлые псевдоподзолистые глееватые почвы на карбонатной красно-бурой морене (см. подробнее: Лыхмус и др., 1987), показатели относительной высоты рельефа тоже не изменяются (данные Р. Сеппа); во-вторых, можно найти сообщества, находящиеся практически в климаксовой стадии — на изучаемой территории располагается лесной резерват, основанный в 1926 г. (Vilberg, 1929; Krigul, 1961). В Ярвселя было проведено первое в Эстонии геоботаническое исследование растительности вырубок (Vilberg, 1930).

Нами исследованы 5 сукцессионных стадий: вырубка в возрасте 5 лет, древостои со средним возрастом 30, 70 и 150 лет и климаксовая стадия. Древостой последней разновозрастный, структура его соответствует так называемому идеальному климаксовому типу (Irdt, Rebane, 1985). Древесный ярус климаксового насаждения состоит из *Picea abies*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*.

На ранних стадиях наибольшее значение имеют *Betula pendula* и *Populus tremula*, но встречаются уже и климаксовые виды.

Видовой состав и покрытие каждого вида травяно-кустарникового яруса были описаны на площадках 1 м². Так как моховой ярус на исследуемых площадках был очень беден, список мхов не включен в дальнейший анализ. На каждой площадке был охарактеризован и микрорельеф. На основе 182 геоботанических описаний составлены таблицы сопряженности. Распределение видов рассматривается относительно двух факторов: сукцессионного возраста сообщества, который разбит на 5 классов, и микрорельефа, разделенного на 2 класса. Цифры показывают число наличий или отсутствий вида при данной комбинации факторов. На первом варианте обработки использовали количественные данные: «фактор встречаемости» разбит на 3 класса: 1) вид отсутствует (0), 2) встречается с малым покрытием (1—2 %), 3) с большим покрытием ($>$3 %). В остальных случаях использовали качественные данные (вид присутствует — вид отсутствует).

Результаты

В изучаемых сообществах было обнаружено 74 вида травяно-кустарничкового яруса. Из них 22 встречались единично (константность менее 5 %, только у *Paris quadrifolia* — 8.8 и у *Adoxa moschatellina* — 6.5) и были исключены из дальнейшего анализа, так как их присутствие несет мало информации о факторах среды. Отмечен 21 вид преимущественно на вырубке: 17 встречались только там, встречаемость *Calamagrostis canescens* на вырубке — 98 %, *Deschampsia cespitosa* — 64, *Angelica sylvestris* — 80, *Galium palustre* — 67. Как отмечает P. Grubb (1985), среди видов ранних стадий сукцессии мало таких, распространение которых обязательно связано с фактором нарушения экосистемы. Среди видов, изученных нами, таким является только *Chamaenerion angustifolium*. Остальные виды (31) подверглись логлинейному анализу для выяснения значимости влияния сукцессионного возраста сообщества и микрорельефа, а также их совместного влияния на присутствие или число этих видов. Самую низкую константность среди изученных видов имеет *Athyrium filix-femina* (11 %). Но даже при такой малой константности данного вида обнаруживаются значимая (p=0.05) связь его с сукцессионным возрастом и микрорельефом, а также их совместное влияние. Это является доказательством чувствительности логлинейного анализа.

Результаты ПГА показывают, что из 31 изученного вида 29 (в том числе 8 самых обильных видов) имеют статистически значимую (на уровне 0.05) связь с сукцессионным фактором. Только у *Milium effusum* связь слабая (p=0.1),

ТАБЛИЦА 1

Результаты логлинейного анализа 8 наиболее обильных видов

Вид	Вариант	Увеличение значения χ^2 С×МР×В	СВ	Увеличение значения χ^2 С×В	СВ	Увеличение значения χ^2 МР×В	СВ	Тип поведения
Aegopodium podagraria	Ко	11.83	8	47.68***	8	2.38	2	В
	Ка	8.12	4	32.97***	4	0.001	1	
Calamagrostis arundinacea	Ко	20.35***	8	47.65***	8	1.37	2	Б
	Ка	17.53***	4	42.62***	4	1.31	1	
Dryopteris austriaca	Ко	24.50***	8	25.25***	8	2.91	2	Б
	Ка	11.60**	4	18.83***	4	4.56**	1	
Equisetum sylvaticum	Ко	19.32**	8	33.19***	8	11.97***	2	Б
	Ка	12.71**	4	13.04**	4	10.78***	1	
Galeobdolon luteum	Ко	12.15	8	90.45***	8	12.50***	2	А
	Ка	9.10	4	40.70**	4	10.86***	1	
Hepatica nobilis	Ко	14.82*	8	39.04***	8	36.51***	2	А
	Ка	13.84***	4	18.28***	4	2.01	1	
Mercurialis perennis	Ко	7.08	8	140.71***	8	0.59	2	А
	Ка	6.27	4	117.16***	4	0.09	1	
Oxalis acetosella	Ко	10.24	8	77.24***	8	6.46***	2	Б
	Ка	2.93	4	32.79***	4	1.93	1	

Примечание. С — сукцессионный возраст сообщества, МР — микрорельеф, В — встречаемость вида. Уровни значимости: * — 0.1, ** — 0.05, *** — 0.01. Ко — количественный вариант, Ка — качественный. СВ — число степеней свободы. Тип «сукцессионного поведения»: А — максимум встречаемости наблюдается в средних стадиях, Б — встречаемость вида увеличивается, В — уменьшается в ходе сукцессии.

а у *Pulmonaria officinalis* достоверная связь с данным фактором отсутствует. С учетом еще и того, что 21 вид обнаружен только на вырубке, получен результат — 50 видов из 52 более обыкновенных имеют статистически достоверную связь с сукцессионным возрастом сообщества. В суммарном покрытии эти виды образуют более 95 %.

Для 8 наиболее обильных видов были одновременно проведены количественный и качественный варианты анализа (табл. 1). Для остальных 23 видов использован только качественный вариант анализа (табл. 2). Количественный вариант анализа должен предположительно содержать больше информации, при этом возможные связи должны обнаруживаться яснее. Это наблюдается, например, при оценке влияния микрорельефа на число особей *Hepatica nobilis* и *Oxalis acetosella.* Но есть и случаи, когда использование количественного варианта анализа дает противоположный эффект, например при изучении влияния микрорельефа на *Dryopteris austriaca.* Здесь, очевидно, требовалось увеличить количество наблюдений. В общем можно сказать, что использование качественных данных не приводит к значительной потере информации.

В таблицах нет информации о том, какая именно связь анализируется. Для точного представления о характере связи в каждом случае можно провести полную оценку параметров исходной модели. Но так как количество значений изученных нами факторов невелико, характер связи хорошо виден и без специального анализа. В принципе можно рассчитывать на связи четырех типов: положительную линейную (встречаемость вида увеличивается в ходе сукцессии), отрицательную линейную (встречаемость вида в ходе сукцессии уменьшается), колоколообразную с максимумом на средних стадиях, и колоколообразную с минимумом на средних стадиях сукцессии. Последний тип связи нами

ТАБЛИЦА 2

Результаты логлинейного анализа двадцати видов

Вид	Увеличение значения χ^2 С × МР × В	СВ	Увеличение значения χ^2 С × В	СВ	Увеличение значения χ^2 МР × В	СВ	Тип поведения
Asarum europaeum	1.75	4	45.42***	4	0.70	1	А
Asperula odorata	28.59***	4	40.67***	4	0.73	1	А
Athyrium filix-femina	0.68	4	21.12***	4	10.93***	1	В
Carex digitata	13.66***	4	28.09***	4	0.25	1	А
Cirsium oleraceum	6.94	4	51.90***	4	0.12	1	В
Convallaria majalis	1.16	4	65.71	4	0.18	1	Б
Crepis paludosa	8.96*	4	38.10	4	16.74***	1	А
Dryopteris carthusiana	9.74**	4	13.02	4	0.68	1	—
Filipendula ulmaria	16.80***	4	138.20	4	29.54***	1	В
Geum rivale	8.53*	4	22.37	4	10.28 ***	1	В
Gymnocarpium dryopteris	13.13**	4	39.84***	4	0.37	1	Б
Impatiens noli-tangere	1.41	4	54.52***	4	0.32	1	В
Lathyrus vernus	8.35*	4	15.33***	4	1.81	1	Б
Majanthemum bifolium	20.78***	4	11.16*	4	2.85*	1	Б
Milium effusum	13.46***	4	8.30*	4	0.02	1	—
Pulmonaria officinalis	16.17**	4	5.83	4	2.91*	1	—
Stellaria holostea	7.27	4	20.10***	4	4.82**	1	Б
Stellaria nemorum	20.24***	4	23.90***	4	10.08***	1	В
Trientalis europaea	4.65	4	14.88***	4	3.86**	1	Б
Urtica dioica	26.83***	4	49.83***	4	0.33	1	В
Anemone nemorosa	11.72**	4	82.57***	4	0.10	1	А
Ranunculus repens	19.08***	4	42.15***	4	1.11	1	В
Rubus saxatilis	9.74	4	14.65***	4	0.88	1	Б

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 1.

не обнаружен, остальные были представлены в следующих количествах: колоколообразная с максимумом встречаемости в средних стадиях у 6 видов, положительная линейная связь у 11, отрицательная линейная связь у 10.

Относительно влияния микрорельефа следует отметить, что этот фактор гораздо менее существенный по сравнению с сукцессионным возрастом. Статистически достоверное влияние на уровне значимости 0.05 было обнаружено для 10 видов. При этом *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris austriaca*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria nemorum*, *Trintalis europaea*, *Crepis paludosa* чаще встречаются на отрицательных формах микрорельефа, а *Hepatica nobilis* — на положительных.

В 17 случаях наблюдается совместное влияние на встречаемость вида сукцессионного возраста и микрорельефа. Например, у 5 видов (*Calamagrostis arundinacea*, *Dryopteris austriaca*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum*, *Majanthemum bifolium*) увеличение встречаемости в ходе сукцессии более значительное на положительных формах микрорельефа. Интересно, что у видов (*Milium effusum* и *Pulmonaria officinalis*), у которых не обнаружено прямого влияния сукцессионного возраста, наблюдается совместное влияние сукцессии и микрорельефа: на отрицательных формах микрорельефа встречаемость видов в ходе сукцессии уменьшается. У *Hepatica nobilis* и *Anemone nemorosa* колоколообразная связь с сукцессионным возрастом сообщества более заметна на положительных формах рельефа. Увеличение встречаемости *Rubus saxatilis* более постепенное на отрицательных формах. *Ranunculus repens* встречается на положительных формах микрорельефа только на вырубке.

Для анализа возможных причин возникновения вышеуказанных групп видов были использованы экологические индексы по H. Ellenberg (1982) относительно 4 факторов: света, влажности, реакции почвы, обеспеченности азотом (табл. 3). Различия между группами проверяли при помощи t-критерия Стьюдента. Экологические шкалы при изучении сукцессии использовались и раньше. Н. С. Казанская и В. Д. Утехин (1971) применяли шкалы Л. Г. Раменского. Однако было указано и на серьезные недостатки этих шкал (Миркин, Розенберг, 1978). Но так как шкалы Ellenberg очень широко распространены и оказались эффективными при интерпретации результатов косвенной ординации (Persson, 1981; Маслов, 1985), субъективная ошибка в них, очевидно, небольшая.

ТАБЛИЦА 3

Средние и доверительные пределы (p=0.05) экологических индексов

Группа видов	L	F	R	N
А	3.6 (2.6)	5.5 (4.6)	7.2	5.2
	1.0—6.2	2.7—8.3	6.6—7.9	3.5—7.0
Б	4.0	5.3	4.2	4.6
	3.1—4.9	4.6—6.0	3.0—5.5	3.5—5.7
В	5.0	6.9	6.8	6.0
	4.0—6.0	6.4—7.4	5.7—8.0	4.9—7.1
Г	6.7	7.3	4.2	5.6
	6.3—7.1	6.5—8.0	2.9—5.5	4.8—6.3

Примечание. Индексы: L — света, F — влажности, R — реакции почвы, N — азота. Группа Г — виды, которые встречались практически только на вырубке. В скобках дано среднее без вида *Crepis paludosa*. Остальные обозначения те же, что в табл. 1.

Различия в величинах индексов света вполне ожидаемые: группа А самая тенелюбивая, группа Г — светолюбивая (табл. 3). Более интересными являются различия в величинах индексов влажности. Высокие величины (наибольшая гидрофильность) обнаружены у видов, доля которых уменьшается в ходе сукцессии, — различие между группами Б и В, значимое на уровне 0.01. Следовательно, в ходе сукцессии уменьшается доля гидрофильных и увеличивается доля мезофильных видов. Здесь могут быть две причины. Первая — изученные сообщества встречаются на временно переувлажненных глееватых почвах. В таких условиях наблюдается временное заболачивание вырубок в связи с прекращением транспирации древостоя (Кощеев, 1955; Пьявченко, 1985). Увеличение влажности почвы наблюдается даже при сравнении участков сплошной и постепенной рубки (Ермолова, 1981). К 20—25 годам возобновляющегося древостоя процесс заболачивания заметно ослабевает и может полностью прекратиться. Второй причиной может быть определенная эдафическая неоднородность сравниваемых участков, хотя нивелирование грунта и почвенные анализы этого не подтверждают.

Что касается индексов отношения к реакции почвы, то положение не так ясно. Виды группы В более базифильные, чем виды группы Б (различие, значимое на уровне 0.01). На изученных участках pH солевой вытяжки действительно немного падает в ходе сукцессии, в верхнем слое горизонта А в первых стадиях его величины 4.0—4.9, а в последних — 3.2—3.8. Уже в нижней части того же горизонта такой тренд отсутствует. Но у видов группы Г (виды вырубки) средняя величина индекса опять ниже (различие между В и Г, значимое на уровне 0.05). Следовательно, ясных закономерностей здесь нет.

Наименьшие различия наблюдаются между средними величинами у индексов отношений растений к обеспечению азотом. Только между группами Б и В (также А+Б и В) обнаружено различие на уровне значимости 0.1; т. е. у видов, встречаемость которых уменьшается в ходе сукцессии, требовательность к азоту несколько выше. Почвенные анализы также показывают, что содержание нитратов в горизонте А 1.6—2.1 (местами до 22) мг/100 г несколько выше на первых стадиях сукцессии по сравнению с последними (0.6—1.7 мг/100 г). На тот факт, что благодаря ослаблению корневой конкуренции деревьев за азот на вырубках возрастает роль видов, требовательных к обеспеченности азотом, указывает и В. Г. Карпов (1969).

Обсуждение и выводы

Некоторые авторы (например, Drury, Nisbet, 1973) утверждают, что аналогично пространственным градиентам сукцессия является комплексным экологическим градиентом и виды приспособлены к определенным этапам сукцессии. Это позволяет использовать методы ПГА при изучении временных рядов. Начиная с 70-х годов в сукцессионной теории все больше преобладает индивидуалистическая концепция; при изучении пространственной мозаики растительных сообществ она была принята уже в 50-е годы. Часто упоминаются слова H. Gleason (1927 : 334) о том, что «сукцессия. . . это сумма поведений отдельных видов». Логлинейный анализ хорошо подходит для изучения таких «сумм поведений», так как он позволяет дать статистически строгий выбор о влиянии различных экологических факторов, в том числе и сукцессионного возраста экосистемы. В данном случае сукцессионный возраст имеет статистически значимое влияние практически на весь видовой состав, т. е. можно говорить о существенном изменении целого сообщества. Значительно изменяется встречаемость 96 % изученных видов, покрытие которых составляет более 95 % от суммарного. Но экологические механизмы, обеспечивающие однонаправленное «поведение» многих видов, могут быть весьма разные. Вероятно, большую роль играют здесь чисто популяционные процессы; особенно это касается появления новых видов на вырубке (о конкретных механизмах сукцессии на популяционном уровне см.: Карпов, 1969; Работнов, 1978; Noble, Slatyer, 1980; Peet, Christensen, 1980; White, 1985). Немаловажное значение имеет и изменение световых условий.

Эти механизмы характерны практически для всех вторичных сукцессий лесных сообществ и описываются так называемыми T- и F-моделями сукцессии. Но в зависимости от конкретной экологической ситуации (степени увлажненности почвы, запаса в ней питательных элементов, рельефа и др.) могут существовать и «дополнительные механизмы», которые влияют на конкретный характер сукцессии. Различия в экологических индексах влажности показывают, что в Ярвселя таким «дополнительным механизмом», вероятно, является увеличение степени увлажненности почвы после вырубки. В связи с этим на первых стадиях сукцессии чаще встречаются гидрофильные виды, которые типичны для заболоченных лесов поблизости. Но для других географических регионов эти механизмы могут быть совершенно иные. Ведь изменения в эдафотопе после вырубки совсем не одинаковые, различия наблюдаются даже в изменении pH почвы (ср., например, результаты F. H. Bormann, G. E. Likens (1979) и M. K. Mahendrappa (1986)). Изменения pH, содержания гумуса и различных питательных веществ в почве лесов Ярвселя приведены в работе М. Р. Цобель (1987); существенного влияния на растительность они не оказывают. В то же время имеются сообщества, где именно запас питательных веществ в почве определяет ход сукцессии (см.: Inoye et al., 1987). Следовательно, задачей будущих исследований сукцессии растительных сообществ является не выяснение общих закономерностей (до сих пор это вело только к разногласию разных авторов), а именно изучение закономерностей так называемых дополнительных или частных механизмов.

В результате проведенного исследования заключаем следующее.

1. Вторичную сукцессию можно рассматривать как изменение растительности вдоль комплексного экологического градиента, где изменяются условия локальной среды. Для изучения его (как и пространственных градиентов) эффективным методом является логлинейный анализ, который позволяет обнаружить и нелинейные связи. Метод применим при больших количествах нулевых величин в таблице и не требует определенного распределения данных. Логлинейный анализ не является «полустатистическим», как большинство ординационных методов, а имеет строгий статистический характер.

2. Практически весь видовой состав (96 % видов с константностью более 5 % и виды, типичные для вырубок) травяно-кустарничкового яруса существенно (достоверно на уровне 0.05) изменяется в ходе вторичной сукцессии лесных сообществ Юго-Восточной Эстонии. Изменения носят вероятностный, постепенный характер, исключая исчезновение видов, типичных только для вырубки.

3. Кроме так называемого общего механизма вторичной сукцессии лесных сообществ (популяционных процессов и изменений из-за ухудшения световых условий), в окр. с. Ярвселя действует и «дополнительный механизм» — увеличение доли гидрофильных видов на первых стадиях в связи с временным заболачиванием вырубки. Характер «дополнительного механизма» сукцессии зависит от конкретной экологической ситуации и сильно различается между различными экосистемами.

Авторы глубоко благодарны Т. Мэлсу за консультации по математическим вопросам, а также Х. Х. Трассу, В. В. Мазингу и Я. Пааль за многие критические замечания и советы, сделанные при чтении рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Динамика растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. III. М.: Наука, 1964, с. 300—447. — *Аптон Г.* Анализ таблиц сопряженности. М.: Финансы и статистика, 1982. 143 с. — *Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1972, с. 7—83. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с.— *Ермолова Л. С.* Динамика травяного покрова на вырубках в связи с лесовозобновительными процессами. М.: Наука, 1981. 139 с. — *Казанская Н. С.*, *Утехин В. Д.* Опыт применения экологических шкал Л. Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1135—1140. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с. — *Кощеев А. Л.* Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. М.: Изд-во АН СССР. 1955. 165 с. — *Лыхмус Э. И.*, *Рейнтам Л. Ю.*, *Сепп Р. А.*, *Цобель М. Р.* Лес и почвы. Характеристика объектов учебноопытного лесхоза «Ярвселя». Тарту, 1987. 20 с. — *Маслов А. А.* О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1985, т. 90, вып. 4, с. 107—117. — *Мелехов И. С.* Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 406 с. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Фитоценология. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Пьявченко Н. И.* Торфяные болота. М.: Изд-во МГУ, 1978. 385 с. — *Цобель К. Р.* Анализ способности лишайника *Hypogymnia physodes* индицировать атмосферное загрязнение в условиях высокогорий. — Fol. Crypt. Est., 1986, fasc. 21, p. 4—7. — *Цобель М. Р.* Изменения почвенных параметров в ходе вторичной сукцессии лесных сообществ. — В кн.: Диагностика деградации и воспроизводства лесных почв. Тарту, 1987, с. 103—104. — *Austin M. P.* Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. — Vegetatio, 1977, vol. 35, p. 165—175. — *Austin M. P.*, *Cunningham R. B.*, *Fleming P. M.* New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. — Vegetatio, 1984, vol. 55, p. 11—27. — *Bormann F. H.*, *Likens G. E.* Pattern and process in a forest ecosystem. New York: Springer, 1979. 253 p. — *Drury W. H.*, *Nisbet I. C. I.* Succession. — J. Arnold Arbor., 1973, vol. 54, p. 331—368. — *Ellenberg H.* Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart: Ulmer, 1982. 989 S. — *Gleason H. A.* Further views on the succession concept. — Ecology, 1927, vol. 8, p. 299—326. — *Golley F. B.* Ecological succession. Stroudsburg: Dowden etc, 1977. 373 p. — *Goodman L. A.* The multivariate analysis of qualitative data: interactions among multiple classifications. — J. Amer. Stat. Assoc., 1970, vol. 65, p. 226—256. — *Goodman L. A.* The analysis of multidimensional contingency tables, stepwise procedures and direct estimation methods for building models for multiple classifications. — Technometrics, 1971, vol. 13, p. 33—61. — *Grubb P. J.* Plant populations and vegetation in relation to habitat disturbance and competition: problem of generalization. — In: White J. (ed.). The population structure of vegetation. Dordrecht: Dr. Junk Publ., 1985, p. 595—622. — *Haber M.* Fitting general log-linear model. — Appl. Statist, 1984, vol. 33, p. 358—362. — *Onoye R. S.*, *Huntly N. I.*, *Tilman D.* et al. Old-field succession on a Minnesota sand plain. — Ecology, 1987, vol. 68, p. 12—26. — *Irdt E.*, *Rebane H.* Puurinde dünaamikast Järvselja ürgmetsas. — XIV ELUS päeva ettekanded. Tallinn, 1985, lk. 75—80. — *Kessell S. R.* Gradient modelling. Berlin: Springer, 1979. 432 p. — *Knapp R.* (ed.) Vegetation dynamics. The Hague: Dr. Junk Publ., 1974. 364 p. — *Krigul T.* Järvselja looduskaitsereservaadi puistute seisukerrast 1959 ja 1959 a. vaatluste andmeil. — LUS Aastaraamat, 1961, k. 53, lk. 131—141. — *Legendre L.*, *Legendre P.* Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 1983. 419 p. — *Lõhmus E.* Eesti arumetsaraiestike klassifitseerimisest. — Metsanduslikud uurimused, 1970, k. 8, lk. 190—249. — *Lõhmus E.* Eesti metsakasvukohatüübid. Tallinn, 1984. 88 lk. — *Mahendrappa M. K.* Potential acidification of black spruce sites due to intensive harvesting. — In: Agren G. I. (ed.) Predicting consequences of intensive forest harvesting on long-term productivity. Uppsala, 1986, p. 165—171. — *Miles J.* Vegetation dynamics. London: Chapman and Hall, 1979. 80 p. — *Noble I. R.*, *Slatyer R. O.* The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. — Vegetatio, 1980, vol. 43, p. 5—21. — *Noy-Meir I.*, *Whittaker R. H.* Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. — Vegetatio, 1977, vol. 33, p. 79—98. — *Peet R. K.*, *Christensen N. L.* Succession: a population process. — Vegetatio, 1980, vol. 43, p. 131—140. — *Persson S.* Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. — J. Ecol., 1981, vol. 69, p. 71—84. — *Reintam L.* Muldade määraja. Tartu, 1986. 24 lk. — *Vilberg G.* Kastre-Peravalla looduskaitse reservaadi taimkattest. — Tartu Ülikooli Metsaosak. Toim., 1929, k. 15, lk. 1—28. — *Vilberg G.* Taimkatte muutumisest raiestikkudel. — Eesti metsanduse aastaraamat, 1930, k. 4, lk. 4—22. — *White J.* (ed.) The population structure of vegetation. Handbook of veget. sc. III. Dordrecht; Dr. Junk Publ., 1985. 669 p. — *Whittaker R. H.* Direct gradient analysis. — In: Ordination of plant communities. The Hague: Dr. Junk Publ., 1978, p. 7—50. — *Whittaker R. H.*, *Gauch H. G.* Evaluation of ordination techniques. — In: Ordination of plant communities. The Hague: Dr. Junk Publ., 1978, p. 277—336.

Тартуский государственный университет. Получено 25 II 1987.

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА

УДК 576.316.7:582.4/.9:582(998+572.4+675+572.2)

Л. И. Свешникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *AMARYLLIDACEAE, LILIACEAE, RANUNCULACEAE, ASTERACEAE* ФЛОРЫ СССР[1]

L. I. SVESHNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *AMARYLLIDACEAE, LILIACEAE, RANUNCULACEAE, ASTERACEAE* FAMILIES OF THE FLORA OF THE USSR

Amaryllidaceae

Galanthus alpinus Sosn., **2n=24.** ГССР, Юго-Осетинская АО, окр. г. Цхинвали, 1985, Рейнвальд, кол. № 184.

G. caucasicus (Baker) Grossh., **2n=24.** ГССР, Боржомский р-н, окр. пос. Даба, 1985, Рейнвальд, кол. № 182; Краснодарский край, Горячеключевской р-н, г. Горячий Ключ, «Дантово ущелье», гора Котх, 1987, Алексеева, кол. № 243; Абхазская АССР: окр. оз. Амткел, 1987, Алексеева, кол. № 245; дорога на оз. Амткел, окр. с. Аблухвара, 1987, Алексеева, кол. № 246; **2n=24, 24+1—2B.** Северный Кавказ, окр. г. Ставрополя, урочище «Русский лес», 1986, Скрипчинский, кол. № 188; **2n=24, 24+2B.** Кавказский государственный заповедник, пос. Киша, Северное лесничество, 1983, Туниев, кол. № 94; **2n=24+2B.** Краснодарский край, Туапсинский р-н, гора Паук, 1987, Алексеева, кол. № 244.

G. Krasnovii Khokhr., **2n=24.** Аджарская АССР, окр. с. Халы, 1987, Мордак, кол. № 262.

G. lagodechianus Kem.-Nath., **2n=72.** Дагестанская АССР, 1987, Лепёхина, кол. № 263.

G. nivalis L., **2n=24.** УССР, Закарпатская обл., Свалявский р-н, Боржавская полонина, выс. 1100 м над ур. м., верхняя граница леса, 1985, Свешникова, кол. № 131; Свалявский р-н, пойма р. Латорицы, окр. сел Пидполозье и Яловое, 1985, Свешникова, кол. № 130; Воловецкий р-н, урочище «Качурово», окр. турбазы «Бескид», 1985, Свешникова, кол. № 129; **2n=24, 24+1B.** УССР, Ивано-Франковская обл., стационар Львовского ун-та «Пожижевская полонина», выс. 1300 м над ур. м., 1985, Свешникова, кол. № 136; **2n=24, 24+1—2B.** Квасовский р-н, гора Менчул-Квасовский, выс. 1500 м, 1985, Свешникова, кол. № 133; Ивано-Франковская обл., сев. склон отрога горы Петрос, выс. 1500 м над ур. м., 1985, Свешникова, кол. № 132; Закарпатская обл., Воловецкий р-н, окр. пос. Нижние Ворота, 1985, Свешникова, кол. № 128.

G. nivalis L. subsp. *angustifolius* (G. Koss) Artjush., **2n=24.** Северный Кавказ, окр. г. Пятигорска, сев. склон горы Машук, выс. 600—700 м над ур. м., 1985, Михеев, кол. № 116.

---

[1] Живой материал и гербарные образцы находятся в Ботаническом институте АН СССР (LE).

G. platyphyllus Traub et Mold., **2n=24.** ГССР, Юго-Осетинская АО, окр. г. Цхинвали, 1985, Рейнвальд, кол. № 183.

G. woronowii Losinsk., **2n=24.** Абхазская АССР, дорога на оз. Амткел, окр. с. Аблухвара, 1987, Алексеева, кол. № 260; Новый Афон, на скалах над водопадом, 1987, Алексеева, кол. № 259; 31-й км шоссе к оз. Рица, Юпшарское ущ., 1987, Алексеева, кол. № 258; Краснодарский край, Туапсинский р-н, окр. пос. Мессожай, гора Паук, 1987, Алексеева, кол. № 249; Туапсинский р-н, хр. Богатырка, 1987, Алексеева, кол. № 247; Дагомысский р-н, левый берег р. Восточный Дагомыс, 1987, Алексеева, кол. № 251; Красная Поляна, левый берег р. Мзымта, подножье горы Аибга, 1987, Алексеева, кол. № 257; Красная Поляна, ущелье Ах-цу, правый берег р. Мзымта, 1985, Лебедева, кол. № 176; Красная Поляна, слияние рек Мзымта и Ачипсе, Эсто-хребет, 1985, Лебедева, кол. № 175; бассейн р. Шахе, кордон Бабук-аул, 1983, Туниев, кол. № 187. **2n=24+1B.** Окр. г. Сочи, ущ. р. Сочи, склон горы Кума, у ручья Орехового, 1987, Алексеева, кол. № 253. **2n=24+2B.** Окр. г. Сочи, Тисо-самшитовая роща, юж. склон горы Ахун, 1985, Лебедева, кол. № 178. **2n=24+1—3B.** Окр. г. Сочи, Тисо-самшитовая роща, верховье балки Глубокой, 1985, Лебедева, кол. № 177; Дагомысский р-н, ущ. Уч-Дере, 1987, Алексеева, кол. № 251. **2n=24, 24+1—5B.** Окр. г. Сочи, правый берег р. Чвижепсе, 1985, Лебедева, кол. № 171.

Leucojum aestivum L., **2n=22.** Краснодарский край, Дагомысский р-н, ущ. Уч-Дере, лес у пансионата «Белые ночи», 1987, Алексеева, кол. № 264; Абхазская АССР, окр. с. Скурча, 1987, Мордак, кол. № 265.

Leucojum vernum L., **2n=20.** УССР, Закарпатская обл., Воловецкий р-н, пойма р. Латорица, окр. с. Задильского, 1985, Свешникова, кол. № 137; Свалявский р-н, Боржавская полонина, выс. 1100 м над ур. м., 1985, Свешникова, кол. № 138; Хустский р-н, заповедник «Долина нарциссов», пойма р. Хустец, 1985, Свешникова, Кричфалуший, кол. № 139; Верхнеугольский массив, с. Верхняя Уголька, урочище «Альдомирово», 1985, Свешникова, кол. № 140; Ужгородский р-н, Антоловецкая поляна, выс. ок. 600 м над ур. м., 1985, Кричфалуший, Свешникова, кол. № 142; Ужгородский р-н, окр. с. Дереновка, 1985, Кричфалуший, кол. № 144; Иршавский р-н, окр. с. Долгое, 1985, Кричфалуший, кол. № 145; Перечинский р-н, г. Плишка, выс. 560 м над ур. м., 1985, Кричфалуший, кол. № 146.

Liliaceae

Lilium martagon L., **2n=24.** УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, Антоловецкая поляна, 1985, Кричфалуший, Свешникова, кол. № 161.

Scilla bifolia L., **2n=18.** УССР, Ивано-Франковская обл., подножие отрога горы Петрос, выс. 1500 м над ур. м., 1985, Свешникова, кол. № 152; Воловецкий р-н, Веречагинский перевал, 1985, Свешникова, кол. № 148; Ивано-Франковская обл., гора Менчул-Квасовский, выс. 1500 м над ур. м., 1985, Свешникова, кол. № 153; Закарпатская обл., Хустский р-н, заповедник «Долина нарциссов», 1985, Свешникова, кол. № 150.

Ranunculaceae

Helleborus purpurascens Waldst. et Kit., **2n=32.** УССР. Закарпатская обл., Хустский р-н, заповедник «Долина нарциссов», 1985, Свешникова (LE).

Asteraceae

Helianthus decapetalus L., **2n=102.** Закарпатская обл., Перечинский р-н, берег р. Уж, 1984, Янцо, кол. № 110; Ужгородский р-н, берег р. Уж, 1984, Янцо, кол. № 111; Свалявский р-н, берег. р. Латорица, 1984, Янцо, кол. № 112.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XI 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.34

Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen. Tl 1 / Herausgegeben von R. Schubert, W. Hilbig. — Halle (Saale) : Martin-Luter-Universität. 1987. 327 S. (Понимание и оценка антропогенных изменений растительности. Ч. 1/ Под ред. Р. Шуберта, В. Хильбига. 1987)

B. M. MIRKIN, L. M. ISHBIRDINA. (*A REVIEW*). THE INTERPRETATION AND THE ASSESSMENT OF THE ANTROPOGENIC CHANGES IN THE VEGETATION. PART I. 1987

Рецензируемый сборник включает 24 статьи и является первой частью «Трудов Международного симпозиума по динамике антропогенной растительности в Галле». Симпозиум был организован университетом им. Мартина-Лютера и проходил с 23 по 28 марта 1986 г. Том открывается списком участников симпозиума. Представленность ученых разных стран была следующей (в порядке убывания числа участников): ГДР — 108; ФРГ — 72; ЧССР — 20; Нидерланды — 16; СССР — 10; ПНР — 9; Западный Берлин — 7; Австрия, ВНР, Италия, Франция — по 5; Сирия, Швеция, Югославия — по 2; Австралия, Алжир, Дания, Канада, Китай, Куба, Швейцария, Япония — по 1.

Расположение статей очень удачное и позволяет читателю последовательно знакомиться с различными аспектами изучения антропогенной динамики растительности. Во «Введении» редактор сборника R. Schubert пишет об усиливающемся воздействии антропогенного пресса на природу и необходимости укрепления международного сотрудничества для разработки методов управления этим процессом.

Первые 6 статей посвящены общим вопросам синантропизации растительности. H. Schlüter (ГДР, «Признаки растительности для определения и оценки гемеробии и экологической стабильности», с. 12—19) предлагает систему критериев (степень естественности флоры, состав растительности, доля ландшафта, лишенного растительности и т. д.) для определения меры нарушенности ландшафта человеком и целую систему антропогенных категорий (агемеробные, олиго-, эу-, полиметагемеробные ландшафты).

Значительный интерес представляет статья K. Prach (ЧССР, «Картирование растительности ландшафтов, испытывающих влияние человека», с. 20—31). Автор различает 5 градаций нарушенности растительности человеком и выводит индексы антропогенности как для всего заповедника, имеющего площадь 15 км^2, так и для квадратов размером 200×200 м. Повторяя такие оценки через определенные интервалы времени, можно количественно определять скорость процесса восстановления растительности этой некогда интенсивно используемой территории.

M. Altmannova (ГДР, «Антропогенные изменения растительности высокогорий и ее интерпретация для сохранения ландшафтов в национальных парках», с. 32—38) характеризует антропогенные изменения сообществ высокогорий, где большое влияние на растительность оказывает туризм, поэтому автор предлагает строго упорядочить посещение данного района туристами, использовав для определения допустимой нагрузки соотношение первичных и вторичных растительных сообществ.

J. Herbich, P. Herbich, M. Herbichowa (ПНР, «Использование аэрофотоснимков и числового моделирования условий увлажнения при изучении смен растительности», с. 39—44) обсуждают возможности сопоставления результатов аэрофотосъемки, выполненной в разные годы, для изучения изменений растительности в связи с осушением.

E. Lange, E. Gringmuth, Th. Schoknecht (ГДР, «Основные черты антропогенного развития растительности и ландшафта от Хюгеланда до Высокого Гарца со времен неолита», с. 45—53) характеризуют историю синантропизации растительности по данным спорово-пыльцевого анализа донных отложений оз. Зальциг.

В высшей степени интересна статья K. Hruška (Италия, «Хорологическая и историко-географическая оценка синантропной флоры Италии», с. 54—65). Автор приводит заслуживающие внимания цифры, характеризующие процесс синантропизации растительности и флоры. Так, в настоящее время в Италии отмечено 949 экзотов (при 5600 видах местной флоры), причем в 1908 г. их было только 357. В составе экзотов наиболее массово представлены виды из Америки (347) и Азии (228). Проникновение экзотов в Италию связано преимущественно с заносом семян различными видами транспорта, а также с интродукцией некоторых декоративных видов. Основная часть пришельцев приживается в местообитаниях, которые сильно нарушены в результате хозяйственной деятельности человека.

Краткая заметка J. Schwaar (ФРГ, «Внедрение — за и против. — Можем ли мы бороться с обеднением растительности, привнося в нее исчезающие виды? Первые результаты исследования по оживленно дискутируемой проблеме», с. 66—67) посвящена возможности восстановления в естественных сообществах тех видов, которые исчезли под влиянием антропогенного пресса.

Завершающая серию статей об общей синантропизации растительности и флоры работа W. G. Beeftink (Нидерланды, «Загрязнение эстуария Шельдта и его влияние на биоту соленых маршей», с. 68—83) содержит подробный анализ влияния на экосистемы маршей смыва удобрений, тяжелых металлов, органических углеводородов, радионуклеотидов. Действие удобрений проявляется наиболее ярко — это обеднение видового состава и развитие рудеральных нитрофильных доминантов. Тяжелые металлы не влияют на разнообразие сообществ, но вызывают генетические перестройки видов и, кроме того, отрицательно сказываются на здоровье скота, который пасется на маршах, и человека (в пищу в Нидерландах используют *Salicornia europaea* и *Aster tripolium*).

Во многих статьях обсуждаются изменения более узкой совокупности синантропной растительности — рудеральной и сегетальной. Так, D. Brandes (ФРГ, «Изменение рудеральной растительности Северо-Западной Германии. — Методы исследования и результаты», с. 84—100) характеризует очень разнообразную в синтаксономическом отношении растительность, включающую 41 ассоциацию и 30 базальных и дериватных сообществ (установленных дедуктивным методом K. Kopecky и S. Heyni). Проанализированы закономерности распределения разных синтаксонов по сельским и городским местообитаниям и выявлена зависимость синтаксономического разнообразия растительности городов от их величины. Если в самом маленьком из исследованных городов — Шоннингене (площадь 3 км^2, население 16 тыс. человек) — выявлено всего 15 ассоциаций, то в Западном Берлине (площадь 32 км^2, население около 2 млн человек) число ассоциаций составило 32.

W. Kunick (ФРГ, «Распределение некоторых видов растений в городах Западной Германии», с. 101—119) привел систему из 10 групп видов, характерных для городов Западной Германии. Группы выделены по степени синантропности и с учетом экологии местообитаний. Методический характер носит сообщение Н. Ильминских (СССР, «Применение метода видовой активности при изучении спонтанной флоры и растительности в городах», с. 120—130).

В серии статей — J. Duty (ГДР) «К видовой структуре и динамике синантропной растительности морского побережья ГДР» (с. 131—144), V. Ferakova, I. Jarolímek (ЧССР) «Антропогенные изменения во флоре и растительности Братиславы» (с. 145—157), P. Eliaš (ЧССР) «Изменение синантропной флоры и растительности в Западной Словакии за последние 40 лет» (с. 158—175), A. Pyšek, P. Pyšek (ЧССР) «Количественная оценка динамики растительности населенных пунктов Западной Чехии за последние 15 лет» (с. 176—188) — приведены конкретные результаты оценки изменения рудеральной и сегетальной растительности под влиянием усиления воздействия человека. Как наиболее ценную следует выделить статью P. Eliaš, в которой характеристика эволюции синантропной растительности показана особенно полно. Приведен список из 90 видов, 15 ассоциаций сегетальной и 36 ассоциаций рудеральной растительности, которым в разной степени угрожает исчезновение. В то же время появляются новые агрессивные виды, такие как *Iva xanthiifolia*, *Artemisia annua*, *Ambrosia elatior*, ассоциации Atriplicetum nitentis, Chenopodietum stricti, Atriplicetum tataricae, которые резко увеличивают свою представленность в антропогенном ландшафте.

Статья R. Cornelius, A. Faensen-Thiebis, G. Meyer (Западный Берлин, «Экологические основы развития высокотравных рудеральных сообществ», с. 189—198) посвящена обсуждению физиологических особенностей рудеральных растений, которые рассмотрены как особая жизненная форма.

В целой серии статей рассматривается растительность, приуроченная к обочинам дорог: I. Ullman, B. Heindl (ФРГ) «Ленточное зондирование коммуникаций, структура и динамика фитоценозов» (с. 199—217), F. Küster (ФРГ) «Придорожные экосистемы — роль придорожной растительности в ландшафте, а также возможности и границы управления сукцессиями этих сообществ с экологической точки зрения» (с. 218—226), W. Schmidt (ФРГ) «Придорожная растительность — к пониманию, оценке и управлению антропогенной растительности» (с. 227—250), A. Magler, W. Schmidt (ФРГ) «Понимание придорожной растительности как основы экстенсивных мер ухода за дорогами, щадящих исчезающие виды и экосистемы» (с. 251—284). Придорожные сообщества рассматриваются как одни из наиболее распространенных в современном ландшафте экосистем и с этой точки зрения обсуждается их роль в охране редких видов растений и животных. Предлагаются исключающие применение гербицидов способы управления сукцессиями придорожных сообществ.

Для советского читателя большой интерес представляют 2 статьи о рудеральной растительности СССР — S. Klotz, U.-V. Köck (ГДР) «Рудеральная растительность Башкирской АССР/СССР (предварительный обзор)» (с. 285—293), N. G. Il'minskich, S. Klotz (СССР, ГДР) «Сообщества класса Sisymbrietea Gutte et Hilbig 1975 г. в городе Казани (СССР)» (с. 294—306). Оба сообщения носят предварительный характер, таблицами документирована лишь часть синтаксонов во второй статье о растительности Казани. Тем не менее вполне очевидно, что фитосоциологи ГДР придерживаются очень широкого понимания объема растительных ассоциаций и относят рудеральные сообщества Башкирии и Татарии к ассоциациям, выделенным в Центральной Европе. Это спорная постановка вопроса, так как ассоциации — региональные единицы и в составе даже рудеральной растительности Восточной Европы существенны отличия от их центрально-европейских аналогов. Рецензенты полагают, что более оправданно в этом случае выделение новых ассоциаций — викариантов.

Сборник заключает сообщение F. Volf (ЧССР) «О растительности отвалов Северочешского буроугольного бассейна в г. Мост» (с. 307—324). В статье приводятся сукцессионные схемы самозарастания 8 промышленных отвалов. Их основой являются выделенные по принципам флористической классификации и документированные таблицами единицы.

Сборник отличается высоким научным уровнем. Он будет способствовать усилению международного сотрудничества при изучении антропогенной растительности.

Б. М. Миркин, Л. М. Ишбирдина.

Башкирский государственный университет.

Получено 9 XI 1987.

УДК 019.941(045) : 581.3 Бот. журн., т. 73, № 9

Т. Б. Батыгина. Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете экспериментальных данных). — В кн.: V Всесоюзная школа по теоретической морфологии растений. (15—18 сентября 1987 г.): Научные доклады. Львов, 1987, с. 96

L. I. ORYOL, M. M. LODKINA. *T. B. BATYGINA.* NEW CONCEPT OF ASEXUAL REPRODUCTION AND ITS CLASSIFICATION IN FLOWERING PLANTS (IN THE LIGHT OF THE EXPERIMENTAL EVIDENCE)

У читателя естественно возникнет вопрос, заслуживает ли рецензии статья в 5 страниц небольшого формата, опубликованная в малодоступном сборнике докладов малым тиражом. Ответ возможен один: не только заслуживает, но и требует того прежде всего потому, что доклад касается важной проблемы биологии, потому, что он не был произнесен, несмотря на присутствие автора на «Школе», и не был обсужден, а между тем он заявлен как новая концепция, а при устном изложении в других научных собраниях эта концепция преподносилась как открытие нового биологического явления или даже «нового класса биологических явлений». Немаловажно и то, что «новая концепция» была доложена на XIV Международном ботаническом конгрессе в Берлине. В чем же суть новой концепции?

Известные формы вегетативного и семенного воспроизведения оценены автором рецензируемой статьи по принципу наличия или отсутствия непосредственной связи с мейозом и двойным оплодотворением и с легкостью уложены в 2 группы: бесполое размножение и половое. Затем следует изложение предложенной классификации бесполого размножения и, наконец, сообщается об установлении нового, эмбриоидогенного типа размножения, что и составляет главное зерно концепции. Попутно обсуждаются некоторые общие вопросы, дается новое определение цветка, семени и диаспоры. Таково вкратце содержание статьи.

Прежде чем приступить к разбору классификации, необходимо заметить, что во всей статье воспроизведение автор упорно называет размножением, тогда как это не одно и то же. Однако здесь и далее мы употребляем слово «размножение» без оговорок, т. е. так, как оно используется автором.

Бесполое размножение Т. Б. Батыгина подразделяет на вегетативное («геммогенное») и «эмбриоидогенное» (соматическая полиэмбриония). Как следует из названия второй формы, самое для него характерное — образование эмбриоидов, а не зародышей. Естественным желанием читателей было найти разъяснение, что такое эмбриоид. Однако его четкого определения в статье нет. Из разных мест текста и с учетом того, что эмбриоидогенез постоянно подменяется словом «полиэмбриония», можно понять, что эмбриоиду придаются следующие свойства: это зародышеподобная структура, которая отличается от почки «биполярностью», а от зародыша — отсутствием в своем происхождении непосредственной связи с мейозом и двойным оплодотворением. Особо следует подчеркнуть, что под термином «эмбриоид» автор объединяет разные по происхождению образования, возникающие как в культуре тканей, так и на интактном растении.

Самые серьезные недостатки предложенной классификации (и ошибки концепции в целом) заключаются в том, что, во-первых, из-за неверно выбранного критерия в одну категорию бесполого размножения попадают: 1) вегетативное размножение во всех его формах; 2) семенное размножение за счет апомиксиса; 3) эмбриоиды, возникающие в культуре, — т. е. явления, принципиально несовместимые. Во-вторых, возможности искусственного эмбриоидогенеза рассматриваются как присущие в равной мере растениям в природных условиях.

Обсудим эти ошибки по порядку.

Первая ошибка является следствием того, что в качестве главного критерия, отличающего половое воспроизведение от трех названных здесь других форм, автором избрано наличие (или отсутствие) непосредственной связи с мейозом и двойным оплодотворением. Присутствие этой связи должно характеризовать половое размножение с образованием зародыша из оплодотворенной яйцеклетки. Мы считаем этот критерий совершенно недостаточным. На деле Батыгина учитывает связь не с двойным оплодотворением, а только с оплодотворением яйцеклетки (синергиды или антиподы), предшествующим зарождению зачатка. Связь же надо выявлять именно с двойным оплодотворением. Недостаточность критерия заключается в том, что в действительности половое воспроизведение характеризуют не 2 названных Батыгиной, а 5 неразрывных звеньев: мейоз и спорообразование; образование зародышевого мешка; оплодотворение яйцеклетки; оплодотворение центрального ядра и развитие зародыша внутри зародышевого мешка, завершающееся формированием семени. Искусственно выхватывать первое и третье из последовательных звеньев бессмысленно.

На единство процесса, несмотря на его многоэтапность, обращает внимание Р. Е. Левина (1981), а ключевое, принципиальное значение двойного оплодотворения и образование полиплоидного эндосперма в совокупности с другими особенностями жизненного цикла покрытосеменных недавно вновь подчеркнул В. Н. Тихомиров (1987).

Связь с оплодотворением и мейозами в макро- и микроспороцитах надо прослеживать не только до зарождения зачатка в виде оплодотворения яйцеклетки, но и после: она выражается в развитии зиготы и зародыша в тесном взаимодействии с другими продуктами мейозов — с элементами зародышевого мешка и с эндоспермом, образовавшимися в результате оплодотворения вторым спермием, т. е. связанным одновременно с двумя мейозами. В этом взаимодействии смысл двойного оплодотворения, которое создает не только зародыш, но и специфическую среду вокруг него. Таково половое семенное размножение.

Гораздо сложнее обстоит дело с апомиктическим семенным размножением, которое характеризуется выпадением одного или нескольких из четырех звеньев, но с обязательным сохранением последнего звена — развития зародыша внутри зародышевого мешка во взаимодействии с продуктами мейоза, в том числе с эндоспермом (даже если оплодотворения вторым спермием не произошло). Развитие зародыша внутри зародышевого мешка обязательно не только потому, что ему там хорошо, но и потому, что вместе с семенем ему предстоит совершить расселение. Наличие этих связей, неполных или в чем-то искаженных, не позволяет приравнять апомиктические зародыши к экспериментальным эмбриоидам, по существу нежизнеспособным в природных условиях структурам, и заставляет ограничить эмбриоидогенез развитием в искусственных условиях. По той же причине нельзя назвать эмбриоидами адвентивные зародыши и зародыши, образующиеся из отдельных клеток зародышевого мешка или зародыша («расщепленная» полиэмбриония). Последние Батыгина называет эмбриоидами, образующимися при «бесполом размножении» дочернего спорофита, игнорируя их развитие внутри зародышевого мешка материнского растения и расселение посредством семени.

Согласно Батыгиной, вегетативное размножение отличается отсутствием всяких связей с мейозом и оплодотворением. Мы же добавим — не только с этими двумя, но и с тремя другими процессами. Все это существенно отличает вегетативное воспроизведение от всех форм апомиксиса и делает невозможным объединение в один класс с последним.

Вторая ошибка. Основываясь на том, что в условиях эксперимента источниками образования эмбриоидов могут быть не только клетки мужского и женского гаметофитов, но практически любые соматические клетки, Батыгина вводит в свою классификацию бесполого размножения класс соматического эмбриоидогенеза как существующий в природе. Однако известно, что образование и развитие в эксперименте эмбриоидов возможны лишь потому, что искусственно подобранная среда имитирует по своему составу физиологическую обстановку в зародышевом мешке, а используемое иногда кокосовое молоко — натуральный жидкий эндосперм. Только таким способом может быть осуществлено зародышеподобное развитие недифференцированной или дедифференцированной клетки. В естественных условиях тотипотентность клеток тканей флоральных или вегетативных органов не может реализоваться в форме развития эмбриоидов, так как невозможно создание средств защиты и специфических условий для их формирования. В литературе имеется единственное указание на якобы спонтанное образование эмбриоидов на стеблях и листьях (Поддубная-Арнольди, 1976). Оно основано на примере, почерпнутом из работы B. Haccius, K. K. Lakshmanan (1969), но неверно интерпретированном. В действительности у *Linum usitatissimum* возникает не эмбриоид, а адвентивные почки, и не в естественных условиях, а в культуральных. Таким образом, достоверных примеров, подтверждающих возможность развития эмбриоидов в природе, нет. Поэтому в классификации естественных форм воспроизведения не должно быть места эмбриоидогенезу.

Не видно логики в разделении «спорофитной полиэмбрионии» на флоральную и вегетативную, так как клетки тканей вегетативных органов и элементов цветка одинаково равны в своей потенциальной способности образовывать эмбриоиды в условиях культуры и неспособности к эмбриоидогенезу в естественных условиях. Нетрудно заметить, что и в природе апомиктические зародыши образуются либо из клеток зародышевого мешка, либо из клеток тканей семяпочки, расположенных в непосредственной близости к нему, так что могут в него внедриться и быть расселенными в семени. Поэтому нельзя ставить в один ряд по своему значению в этом плане нуцеллус и интегумент со всеми остальными органами, флоральными и вегетативными, как это делает Батыгина (с. 94). По существу «естественные эмбриоиды» — не что иное, как апомиктические зародыши. Даже клетки, исходные для развития зародышей по принципу их детерминации, имеют определенные черты сходства с мегаспороцитами (Наумова, Виллемсе, 1983), а не с соматической клеткой. В связи с этим экстраполяция возможности развития эмбриоидов в эксперименте на интактное растение является весьма существенной ошибкой автора, которую не снимает даже употребление слов «вполне вероятно» (с. 95) и «являются гипотетическими» (с. 96) применительно к формированию эмбриоидов в естественных условиях. Впрочем, об этих словах тут же забыто и строится единая система классификации для всех способов эмбриогенеза и эмбриоидогенеза.

Батыгина нашла возможным уподобить сделанное Н. И. Вавиловым (1987) сравнение параллельной изменчивости признаков близких таксонов способности к эмбриоидогенезу вегетативных органов в природе и эксперименте, приписав Вавилову «подобные сопоставления» (с. 95). На этом основании она сочла себя вправе прогнозировать «формирование эмбриоидов из таких структур, как плодолистик, плацента и органов — корень, лист» (с. 94). Такое использование закона гомологических рядов Вавилова свидетельствует о непонимании его сути и об искажении смысла его универсальности.

После сложного, запутанного и полного противоречий изложения классификации бесполого размножения (схему которой составить просто невозможно) удается наконец уловить, что открытие нового биологического явления заключается в установлении «нового эмбриоидогенного типа размножения». Из всего написанного выше достаточно ясно, что это такое.

Таковы самые крупные недостатки концепции Батыгиной, но есть ошибки и недостатки более частного характера. Неясно, например, что автор понимает под словом «пол», когда речь идет о покрытосеменных вообще, а не специально о раздельнополых формах: «Потомство, получаемое из семян апомиктических растений, имеет пол, обусловленный той или иной формой апомиксиса (андрогенез, гиногенез, и т. п.» (с. 96), т. е. если следовать автору, у пшеницы, например, при андрогенезе потомство будет состоять из мужских особей, а при гиногенезе — из женских! На самом же деле здесь может идти речь только о связи эмбриогенеза с мейозом и с половыми элементами (гаметами и гаметофитом), что само по себе противоречит отнесению апомиктических зародышей к категории эмбриоидогенного бесполого размножения и еще раз нарушает логику классификации. В связи с этим ссылка на труд Б. Л. Астаурова о возможности управления полом у животных совершенно неуместна, раз речь идет о растениях, существенно отличающихся по набору элементов процесса воспроизведения и по распределению функций между ними.

В своей статье Батыгина использует совершенно недопустимый прием цитирования чужих формулировок «с нашими дополнениями», не указывая, где цитаты, а где дополнения. Так она поступила с определением воспроизведения, данным П. М. Жуковским (1982), и с определением диаспоры, приведенным в «Биологическом энциклопедическом словаре» (1986), вставив в последнее от себя и эмбриоиды. Поскольку естественного эмбриоидогенеза в природе нет, то и единицей расселения не может быть эмбриоид (к тому же, согласно определению, он для этого должен быть естественно отделяющимся, а значит, голеньким). Кроме того, в определении диаспоры, приведенном Батыгиной на с. 95, спора отнесена к генеративным диаспорам, а на с. 96 она считает ее вегетативной диаспорой. Таким образом, оказывается возможным размножение спорами, а в статье-то речь идет о покрытосеменных! (см.: Лодкина, 1969; Левина, 1981).

С определениями вообще дело обстоит неблагополучно. Так, автор ничего не смогла сказать о цветке, кроме его назначения обеспечивать половое и бесполое размножение. Сумбурно определение семени: «Семя — диаспора, — единица диссеминации, обеспечивающая воспроизведение, размножение и возобновление» (с. 95). Что, спрашивается, в нем размножается, если в семени ничего не увеличивается в числе, но расселяется то, что в него было заложено?

В статье весьма характерно выхватывание из контекста цитат или просто чужих мыслей без ссылки на их автора и без достаточного их осмысления. Так, понятие «множественный онтогенез» Бриана (Иванова-Казас, 1969 : 227) распространено Батыгиной только на бесполое размножение, тогда как по смыслу ему гораздо более соответствует вегетативное, а при чем здесь упоминание фототрофности и тотипотентности — вообще неясно. У О. М. Ивановой-Казас (1969) под «случайной вставкой» имеется в виду зарождающееся в онтогенезе некоторых животных бесполое размножение, которое благодаря сопутствующей местной дезинтеграции «первоначально нарушает интегрированный процесс развития, а потом включается в жизненный цикл как его интегральная часть» (с. 231). Батыгина эту мысль, выраженную в тех же словах, но без кавычек, без ссылки на автора и без разъяснений, переносит на эволюционный процесс (с. 96).

В статье важное значение отводится полярности зародыша или эмбриоида. Однако понятие «монополярность» для биологических систем лишено физического смысла, что обесценивает этот важный для автора критерий. Всякая полярность предполагает существование как минимум двух полюсов или сторон, отличающихся по тем или иным показателям и создающих определенный градиент в соединяющей их зоне или оси. Даже всякая почка биполярна. Под монополярностью автор подразумевает отсутствие у зачатка корневого апекса или собственного корня, что не означает отсутствие полярности и отсутствие оси в любом ее выражении.

В итоге статья не оправдывает претензий к созданию единой классификации способов образования апомиктических зародышей и эмбриоидов, полученных в эксперименте, и вегетативного размножения, а «новая концепция» предстает как недостаточно продуманное построение, изобилующее алогизмами и просто ошибками.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Закономерности гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. 256 с. — *Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 95 с. — *Лодкина М. М.* Значение спорогенеза на разных этапах эволюции растений. — Бот. журн., 1969, т. 56, № 7, с. 1032—1049. — *Наумова Т. Н.*, *Виллемсе М. Т. М.* Ультраструктурные аспекты нуцеллярной полиэмбрионии у *Sarcococca humilis* (*Buxaceae*). Деление инициальной клетки и нуцеллярные проэмбрио. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1184—1195. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 503 с. — *Тихомиров В. Н.* Происхождение покрытосеменных растений и «гипноз цветка». — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1987, т. 92, вып. 6, с. 86—92. — *Haccius B.*, *Lakshmanan K. K.* Adventiv Embryonen, Embryoidie, Adventiv Knospen. Ein Beitrag zur Klärung der Begriffe. — Österr. Bot. Zschr., 1969, Bd 116, Hf 1—5, S. 145—158.

Орел Л. И., *Лодкина М. М.*

Всесоюзный институт растениеводства,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 III 1988.

CONTENTS

Page

Semikhov V. F. The conception of amino-acid composition of seeds in the hypothetical ancestor of grasses (*Poaceae*) and its application for the aims of systematics of the family 1225

Katenin A. E. Vegetation of the northern plain coast of the Chukotka peninsula in the under current of the Amguema river 1235

Lukjanova L. M. On the content of plastid pigments in leaves of plants from Khibiny mountains 1246

COMMUNICATIONS 1255

Zheleznova G. V. Leafy mosses of the South Timan (the Komi ASSR) 1255

Safonov G. E. The investigation of *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) of the reach of Volga 1267

Serebrjanny L. R., Khalmukhamedova R. A. On the history of vegetation from the south of Fergana 1275

Moshkov B. S., Selitskaya I. V., Startseva S. A. The investigation of character of plant interaction within the elemental group in spring wheat varieties 1284

Stetsura N. N., Kuvayev V. B. Geobotanical characteristics of the Tukuringra mountain range (the Amur region) on the landscape-genetic basis 1290

Kvachakidze R. K., Iashagashvili K. G. On the study of the Caucasus beech forest association Fagetum festucosum 1303

Demyanov V. A. On the concepts of «sparse growth of trees» and «open forest» in the tundraology 1313

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1319

Baranova M. V. A synopsis of the system of the genus *Lilium* (*Liliaceae*) 1310

Bubnova S. V. On a polymorphic species *Puccinellia tenuiflora* (*Poaceae*) 1339

FLORISTIC FINDINGS 1339

Golenkova P. F., Starodubtseva E. A. An addition to the flora of the Voronezh biosphere reservation 1339

Nekratova N. A., Vydrina S. N., Mikhailova S. I., Sigarjova L. B., Nekratov N. F. The new and rare species for the Kuznetsk Alatau. 1341

Markov M. V. The finding of *Solanum dulcamara* (*Solanaceae*) in an unusual habitat 1348

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH 1349

Zobel M. R., Zobel K. R. The application of loglinear analysis in the investigation of successions of forest communities in the south-eastern Estonia 1349

CHROMOSOME NUMBERS 1358

Sveshnikova L. I. Chromosome numbers in some members of the *Amaryllidaceae*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae*, *Asteraceae* families of the flora of the USSR 1358

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1360

Mirkin B. M., Ishbirdina L. M. (*A review*). The interpretation and the assessment of the antropogenic changes in the vegetation. Part I. 1987 1360

Oryol L. I., Lodkina M. M. *T. B. Batygina.* New concept of asexual reproduction and its classification in flowering plants (in the light of the experimental evidence) 1363

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Семихов В. Ф. Концепция аминокислотного состава семян гипотетического предка злаков (*Poaceae*) и ее использование для целей систематики этого семейства 1225
Катенин А. Е. Растительность северного равнинного побережья Чукотского полуострова в нижнем течении реки Амгуэмы 1235
Лукьянова Л. М. О содержании пигментов пластид в листьях растений Хибин . . . 1246

СООБЩЕНИЯ 1255

Железнова Г. В. Листостебельные мхи Южного Тимана (Коми АССР) 1255
Сафонов Г. Е. Исследование *Zingeria biebersteiniana (Poaceae)* с Нижней Волги . . . 1267
Серебряный Л. Р., Халмухамедова Р. А. К истории растительности юга Ферганы 1275
Мошков Б. С., Селицкая И. В., Старцева С. А. Исследование характера взаимодействия растений в элементарной группе у сортов яровой пшеницы 1284
Стецура Н. Н., Куваев В. Б. Геоботаническая характеристика хребта Тукурингра (Амурская область) на ландшафтно-генетической основе 1290
Квачакидзе Р. К., Яшагашвили К. Г. К изучению ассоциации Кавказского букового леса Fagetum festucosum 1303
Демьянов В. А. О понятиях «редколесье» и «редина» в тундроведении 1313

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1319

Баранова М. В. Конспект системы рода *Lilium* (*Liliaceae*) 1319
Бубнова С. В. О полиморфном виде *Puccinellia tenuiflora* (*Poaceae*) 1330

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1339

Голенкова П. Ф., Стародубцева Е. А. Дополнение к флоре Воронежского биосферного заповедника 1339
Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И., Сигарева Л. Б., Некратов Н. Ф. Новые и редкие виды растений для Кузнецкого Алатау 1341
Марков М. В. Находка *Solanum dulcamara* (*Solanaceae*) в несвойственном ему местообитании 1348

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1349

Цобель М. Р., Цобель К. Р. Применение логлинейного анализа при изучении сукцессий лесных сообществ Юго-Восточной Эстонии 1349

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА 1358

Свешникова Л. И. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Amaryllidaceae*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae*, *Asteraceae* флоры СССР 1358

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1360

Миркин Б. М., Ишбирдина Л. М. (*Рецензия*). Понимание и оценка антропогенных изменений растительности. Ч. I. 1987 1360
Орел Л. И., Лодкина М. М. *Т. Б. Батыгина.* Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете экспериментальных данных) 1363

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1988, т. 73, 9, 1225—1368